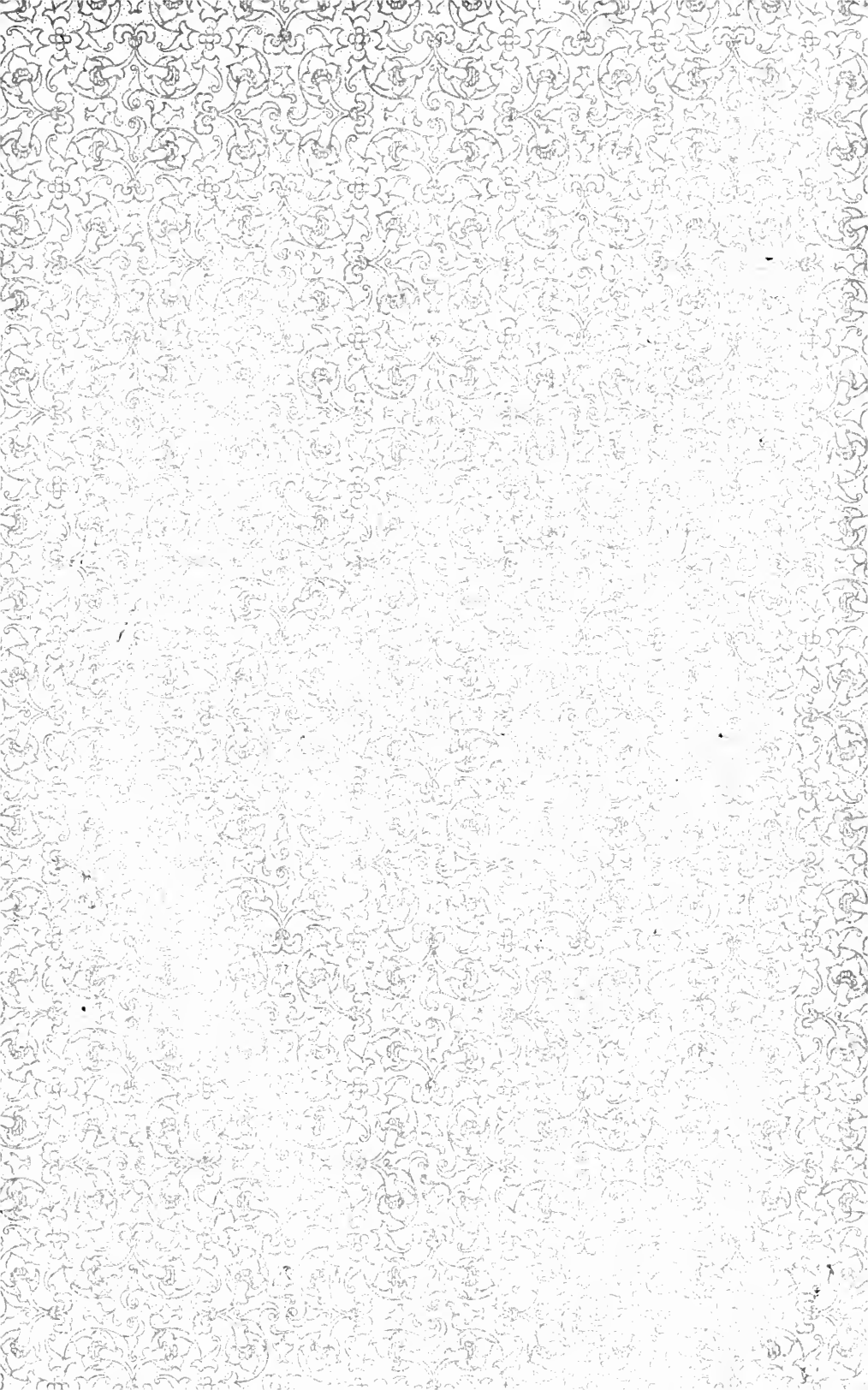


MBL



Ac. 4522

A R B E I T E N

AUS DEM

ZOOLOGISCHEN INSTITUTE

DER

UNIVERSITÄT WIEN

UND DER

ZOOLOGISCHEN STATION IN TRIEST.

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. C. CLAUS,

U. Ö. PROFESSOR DER UNIVERSITÄT UND VORSTAND DES ZOOLOGISCH-VERGL.-ANATOMISCHEN INSTITUTS IN WIEN,
DIRECTOR DER ZOOLOGISCHEN STATION IN TRIEST.

TOM. I.

Mit 33 Tafeln.

WIEN, 1878.

ALFRED HÖLDER,

K. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER,

Rothenthurmstrasse 15.

Alle Rechte vorbehalten.

1326

Ueber *Halistemma tergestinum* n. sp.

nebst

Bemerkungen über den feinern Bau der Physophoriden

von **Dr. C. Claus.**

Mit Taf. I—V.

Unter den seither unbekannt gebliebenen Siphonophoren der Adria, welche im Hafen von Triest mit beginnendem Herbst einzelt und später in den Monaten December und Januar häufiger zum Vorschein kommen, wird unsere Aufmerksamkeit in hohem Grade von einer zierlichen, der Gattung *Halistemma* Huxl. zugehörigen Agalmide angezogen. Allerdings erweisen sich die Nesselknöpfe der Triester Form von den entsprechenden Leibesanhängen der *Halistemma*-Arten und insbesondere des am besten gekannten *H. rubrum* dadurch verschieden, dass sie nicht wie in diesem Falle nackt, sondern wie die Nesselknöpfe von *Stephanomia* an ihrer obern Hälfte von einem glockenförmigen Mantel überlagert sind; in allen andern Charakteren aber stimmt unsere Agalmide so vollständig zu der Gattung *Halistemma*, dass ich die hervorgehobene Differenz in der Gestaltung des Nesselknopfes zur Aufstellung einer besonderen Gattung nicht für ausreichend betrachten kann. Auf An- oder Abwesenheit einer mantelartigen Umhüllung des Nesselknopfes ist zweifelsohne von mehreren Autoren ein zu hoher systematischer Werth gelegt worden, was sofort klar wird, sobald man die Genese des Involucrum's genauer verfolgt. Dieses ist aber in seiner ersten Anlage nichts weiter als eine zu einer Duplicatur sich entwickelnde Aufwulstung des Ectoderms, welche sich von geringen Anfängen aus, wie in unserem Falle, zu einer offenen Glocke, eventuell bis zu einer sehr umfangreichen, scheinbar geschlossenen Kapsel (*Physophora*) ausbilden kann und

morphologisch offenbar dem Schirm der Meduse entspricht. Ob sich die schützende Wucherung entwickelt oder nicht, ob sie auf einer tieferen Stufe zurückbleibt oder zu einer complicirten Gestaltung führt, ist für den Bau des Nesselknopfes selbst keineswegs von bestimmender Bedeutung, da derselbe, wie es eben auch für *H. tergestinum* zutrifft, trotz der vorhandenen Umhüllung mit den nackten Nesselknöpfen der verwandten Art in allem Wesentlichen übereinstimmt. Somit erscheint der glockenförmige Mantel zumal bei seiner rudimentären Beschaffenheit nur als eine secundäre Zuthat, als ein accessorisches Element, neben welchem Form und Structur des Nesselknopfes unverändert bleibt, und berechtigt keinesfalls zu der Aufstellung einer neuen von *Halistemma* differenten Gattung.

Im nachfolgenden beabsichtige ich nicht nur eine eingehende Darstellung dieser zwar kleinen aber überaus zierlichen und zum Studium einladenden Agalmide zu geben, sondern auch auf die feinere Structur der Physophoriden überhaupt, insbesondere von *Physophora*, *Forskalia* und *Agalmopsis* Rücksicht zu nehmen, Formen, die ich zwar nicht lebend untersuchen konnte, aber in einigen gut conservirten Osmium- und Carminpräparaten gegen Ausgang des letzten Winters durch die zuvorkommende Gefälligkeit der Herren R. und O. Hertwig aus Messina zugesandt erhielt. Gerade die histologische Kenntniss des Siphonophorenkörpers liess von einem erneuten Studium manche neue Ergebnisse erwarten, wenn auch selbstverständlich die ausschliessliche Berücksichtigung von Osmium-Carminpräparaten keinen ausreichenden Abschluss der Beobachtungen gestattete.

In erster Linie glaube ich die Schichtenfolge der Gewebe in sämtlichen Anhängen des Siphonophorenleibes mit völliger Sicherheit festgestellt zu haben und nach dieser Richtung einen in meinen früheren Mittheilungen, aber auch in Arbeiten anderer Forscher eingeschlichenen Irrthum beseitigen zu können, nach welchem die Längsmuskelfasern am Polypen und Taster unterhalb der Stützlamelle verlaufen. Die Ausbildung der Methode feiner Querschnitte, die gegenwärtig der Wissenschaft zu Hilfe kommt, gestattete in ihrer Anwendung auf die Siphonophorenanhänge die Berichtigung jenes Irrthums und führte zu dem Ergebniss, dass wie am Stamme, so auch an sämtlichen Anhängen, die Längsmuskelfasern der einfachen oder in Radiallamellen ausstrahlenden Stützlamelle auflagern, während sich an der Innenseite desselben eine zarte Ringmuskellage ausbreitet.

Bei näherer Verfolgung der äussern wie innern Muskelfasern, die sich von den innerhalb der Stützlamelle auftretenden Fibrillen scharf unterscheiden, war es möglich, das für die quergestreiften Ringfasern des Schwimmsacks gültige Verhältniss auch am Stamm und den übrigen Anhängen bestätigt zu finden, die Thatsache, dass die muskulösen Faserzüge in der Tiefe des Protoplasmas von Ectodermzellen erzeugt werden, welche als flaches oder auch mehr cylindrisches Epithel der Faserschicht auflagern. Die Zurückweisung der dem Organismus des Süsswasserpolypen entlehnten Auffassung von sog. „Neuromuskelzellen“ zu Gunsten meiner Auffassung von „Myoblasten“, welche mit der Differenzirung von Nervelementen nichts zu thun haben, wurde zugleich wesentlich durch die innerhalb des Skelets auftretenden Circulärfasern, welche in der Tiefe der den nutritiven Functionen obliegenden Entodermzellen entstehen, unterstützt.

Ein anderes, wie ich glaube nicht unwesentliches Ergebniss der vorliegenden Arbeit betrifft die Entwicklungsweise der Schwimglocke im Vergleich zur Hydroidmeduse und Acalephe und die Bedeutung der äussern Lamelle des Schwimmsacks als Gefässplatte nebst Stützlamelle. Die Thatsache, dass die Radiärgefässe nicht durch Ausstülpung einer ursprünglich einfachen Centralhöhle entstehen, sondern in Folge von Obliterirung der intermediären Felder einer becherförmigen vom Entoderm continuirlich überkleideten Cavität als Canäle zurückbleiben, und dass die Zellenlage der Intermediärfelder als eine zarte Membran (Gefässplatte) ausserhalb der zarten Stützlamelle des muskulösen Schwimmsacks in gleicher Weise wie bei Hydroidmedusen und Acalephen nachweisbar bleibt, lässt die nahe Beziehung von Meduse und Polyp in einem noch nähern morphologischen Verhältniss erscheinen, wie sie andererseits eine für die Meduse bislang kaum gekannte Gewebsschicht, die Gefässplatte und deren Stützmembran zum vollen Verständniss bringt.

Endlich glaube ich auf einzelne Details, wie insbesondere die umgekehrte Spiraldrehung an Schwimmsäule und Stamm, die merkwürdige Felderung an dem sackförmigen Stamm der Physophora die Aufmerksamkeit gelenkt zu haben, welche im Zusammenhang mit vielen noch im Dunkeln bleibenden Verhältnissen der Gewebe dazu beitragen werden, das Studium der Siphonophoren und seiner Gewebe von Neuem anzuregen.

Halistemma tergestinum ¹⁾, wie ich die aus der Adria seither nicht bekannt gewordene Agalmide ²⁾ genannt habe, erreicht bei Streckung des Stammes eine Länge von etwa 5 bis 10 Zoll, gehört also zu den kleineren Arten dieser Gattung. Die circa 14 bis 20 Mm. lange zweizeilige Schwimmsäule trägt an kleinern Formen jederseits 3 bis 4, an grössern meist 5 bis 7, selten 8 bis 9 Schwimmglocken und wird von der gestreckt eiförmigen, mit braunen Pigmentflecken gezierten Luftflasche überragt. (Taf. I, Fig. 1.)

Wie bei sämtlichen Physophoriden, erfährt der gesammte Stamm eine sehr ausgesprochene Spiraldrehung, nach deren Auflösung sämtliche Anhänge in geradliniger Knospenreihe hintereinander folgen. Die Befestigungspunkte nicht nur der Schwimmglocken, sondern aller nachfolgenden Anhangsgruppen fallen demgemäss in eine Ebene und gehören der von mir als ventralen Seite bezeichneten Stammfläche an, welche sich im Zustand der Spiraldrehung nach aussen krümmt. Ich weise auf dieses Verhältniss, welches ich, wie die Topographie des Siphonophorenleibes überhaupt im Anschlusse an R. Leuckart's Angaben über die geradlinige Knospung aller Stammesanhänge³⁾, in meiner Arbeit über *Apolemia uvaria* ⁴⁾ näher zu begründen versuchte, deshalb an diesem Orte

¹⁾ C. Claus, Mittheilungen über die Siphonophoren- und Medusen-Fauna Triests. Sitzungsberichte der k. k. zool.-bot. Gesellschaft in Wien, Tom. XXVI, Februarheft 1876.

²⁾ Wie ich aus R. Leuckart's Jahresbericht (1874) entnehme, hat Metschnikoff in einer russisch geschriebenen Abhandlung (Verhandlungen der k. Gesellschaft der Freunde der Natur in Moskau, Tom. VIII) eine kleine, kaum spannenlange Agalmide von Villafranca als *Halistemma pictum* beschrieben; es ist die nachher als *Stephanomia pictum* bezeichnete Siphonophore, deren Entwicklung M. in der Zeitschrift für wiss. Zoologie Tom. XXIV, 1874, ausführlich behandelt. Da für die schraubenförmig aufgewundenen Nesselknöpfe der Besitz eines rudimentären Mantels hervorgehoben wird, handelt es sich möglicherweise um die gleiche Agalmide; indessen vermag ich keine Entscheidung zu treffen, da ich von jener Abhandlung keine Einsicht nehmen konnte.

³⁾ Bei der Bestimmung des Begriffes von Rechts- und Linkswindung der Spirale gehen wir am besten von Entstehung und Wachsthum des spiraligen Schneckengehäuses aus. Denken wir uns im Raume des Spiralgehäuses von der Spitze (*apex*) nach der Basis (*Apertur*) herabsteigend, so werden wir die Wendung, falls wir der Achse während der Drehung die rechte Seite zuwenden, uns also rechts drehen, rechtsgewunden, im umgekehrten Falle linksgewunden nennen.

⁴⁾ R. Leuckart, Zoologische Untersuchungen, I. Giessen, 1853, pag. 14, „Die Magenanhänge stehen, wie die Schwimmglocken, beständig in einfacher Reihe

nochmals hin, weil inzwischen E. Haeckel¹⁾ in seiner 6 Jahre später publicirten Arbeit über Siphonophorenentwicklung meine Darstellung der bilateralen Symmetrie des Siphonophorenstammes übersehen zu haben scheint, wenn er die gleiche Auffassung sogar mit derselben Determination von Rücken- und Bauchlinie nochmals ableitet, ohne des bereits in jenen Arbeiten geführten Nachweises mit einem Worte zu gedenken. Ich constatiere demnach, dass die Ableitung der bilateralen Symmetrie des Siphonophorenleibes mit dem Gegensatze von Bauch- und Rückenlinie schon lange vor der Haeckel'schen Abhandlung auf jene Arbeiten zurückzuführen ist.

Ein Umstand, der sich seither der Beachtung sämtlicher Beobachter entzogen hat, ganz gewiss aber bei zahlreichen, vielleicht bei allen Physophoriden wiederkehrt, ist die Umkehrung der Spiraldrehung an Schwimmsäule und Stammesachse. Während diese bei Halistemma im Gegensatz zu Physophora, hingegen in Uebereinstimmung mit Agalmopsis und Forskalia linksgewunden²⁾ ist (*dextrop*, Delta-

und gerader Linie unter einander etc.“, sowie: Zur näheren Kenntniss der Siphonophoren von Nizza: Archiv für Naturg. 1854, pag. 62 des Separatabdrucks „Die Schwimglocken stehen am vorderen Ende des Stammes, wo sie in einer einfachen Reihe hinter einander hervorknospen, obgleich sie in der ausgebildeten Schwimmsäule eine scheinbar sehr abweichende zweizeilige oder spirilige Gruppierung einhalten . . .“. „In der Regel stehen die Anhänge ohne alle auffallende und regelmäßige Absätze in der ganzen Länge des Stammes untereinander.“

¹⁾ C. Claus, Neue Beobachtungen über Structur und Entwicklung der Siphonophoren. Zeitsch. für wiss. Zoologie, Tom. XII, Heft 4, 1863, pag. 7, sodann pag. 27. Sind die Siphonophoren radiäre Thiere? „Wenn auch bei den Physophoriden durch die Spiralwindungen des Stammes die Erscheinung einer zwei- oder vielstrahligen Schwimmsäule erzeugt wird, so bleibt die Vertheilung der Anhänge dennoch eine bilateral symmetrische, indem alle Anhänge nach Auflösung der Spirale einseitig linear in eine Ebene fallen, welche man der Median- oder Sagittalebene der seitlich-symmetrischen Thiere an die Seite setzen kann. Wir erhalten daher am Stamme neben dem Oben und Unten ein Rechts und Links, ein Vorn (*Ventral*) und Hinten (*Dorsal*).“

„Bei der Spiraldrehung bleibt dieselbe (Längslinie der Anhänge) auf der convexen Seite, welche wir desshalb als die vordere oder ventrale bezeichnen können. Der vordern, wenn wir wollen ventralen Linie gegenüber verläuft über die concaven Biegungen des Stammes eine weniger in die Augen fallende hintere Dorsal-Linie.“

²⁾ E. Haeckel, Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren, Utrecht 1862, pag. 12: „Es erscheint aus mehreren Gründen am naturgemässesten, ebenso bei dem entwickelten Siphonophoren-Stamme, wie bei dem primären Polypen, aus welchem derselbe hervorgeht, diejenige Seite als die ventrale oder Bauchseite zu be-

spirale Listings), erscheint die Achse der Schwimmsäule umgekehrt rechtsgewunden (*läotrop*, Lambda spirale Listings) und zwar im Zusammenhang mit der Gegenüberstellung der benachbarten Schwimmglocken in der Art eingezogen, dass zwischen je zwei aufeinander folgende Schwimmstücke eine halbe Spiralwindung kommt, deren Länge die ausserordentlich langgezogene Basis des lamellosen gedrehten Schwimmglockenstiels einnimmt.

Die Anordnung der Anhangsgruppen, welche unterhalb der Schwimmsäule an dem langgestreckten linksgewundenen Stamme folgen, entspricht durchaus dem bei *Halistemma rubrum* näher bekannt gewordenen Verhältnisse.

Im Gegensatz zu *Agalma* (*Okenii*, *Stephanomia*) (*Amphitritis*) und *Crystallodes* (*rigidum*), deren stark verdickte Deckstücke keilförmig ineinander greifen und eine relativ starre Deckstücksäule erzeugen, bleiben diese hyalinen Anhänge zarte schuppenförmige Blätter, welche trotz ihrer Zahl und dichten Gruppierung kein Hinderniss für die freiere Bewegung des Stammes abgeben, der sich bald zu einer engen Spirale zusammenzieht, bald zu bedeutender Länge wieder entrollt.

Ein zartes rothes Pigment, das Erzeugniss von Ectodermzellen, tritt fast an sämtlichen Anhängen unserer *Halistemma*, und zwar in Form grosser unregelmässig verästelter Flecken auf. Solche Pigmentflecken finden sich an der Achse der Schwimmsäule, ferner an der Basis von Polyp und Taster, sowie am Grund der Geschlechtsgemmen, von denen wenigstens die männlichen reich gefärbt erscheinen. Dunkeler und intensiver wird die Pigmentirung an den 2 bis 3 Hauptwindungen der Nesselknöpfe.

zeichnen, an welcher die Knospen der Schwimmglocken etc. hervorsprossen. Die Linie, in welcher ursprünglich diese Knospen hinter einander liegen und welche anfangs longitudinal, erst später spiral gewunden am Stamme herabläuft, ist die Mittellinie der Bauchseite etc. Die entgegengesetzte Seite ist die dorsale oder Rückenseite.“

¹⁾ E. Metschnikoff stellt seine *Halistemma pictum* in die nächste Verwandtschaft von *Anthemodes canariensis* Haeckel und *Stephanomia Amphitritis* Per. Les. und ist sogar geneigt, dieselbe der Gattung *Stephanomia* (*Anthemodes*) unterzuordnen. (Siehe E. Metschnikoff: Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Tom. XXIV. 1874, pag. 36.) In wie weit er hier die Starrheit der Deckstücksäule als Gattungseigenthümlichkeit berücksichtigt, geht aus jener Abhandlung nicht hervor. Ebenso wenig ergeben sich aus Haeckel's mehr schematischer und populärer Darstellung von *Anthemodes* (vgl. E. Haeckel, Ueber Arbeitheilung in Natur und Menschenleben, Vorträge von Virchow und Holtzendorff 1869, Tom. IV) ausreichende Anhaltspunkte, die Verwandtschaft mit der Triester Form näher zu erörtern.

Der Stamm.

(Luftkammer, Schwimmsäule, Polypenstock.)

Ein Verhältniss, auf das ich zum erstenmal an der Triester *Halistemma* aufmerksam geworden bin, das aber aller Wahrscheinlichkeit nach auch für andere, ja vielleicht für sämtliche Physophoriden Geltung hat, ist die bereits oben erwähnte Umkehrung der Spirale an Schwimmsäule und Stamm. Der Achsentheil der erstern ist in unserem Falle rechtsgewunden, wie die Spirale des Nesselstrangs; der nachfolgende Abschnitt des Stammes, der Polypenstock, dagegen umgekehrt in linksseitiger Spirale (Deltaspirale) gedreht. Wahrscheinlich steht dieser Gegensatz, welchem nun auch der schrägspiralige Verlauf der Längsmuskelbänder entspricht, mit der Lage des Vegetationspunktes für die Knospen der Deckstücke, Polypen und Taster nebst Genitaltrübchen in nothwendigem Zusammenhang. An dieser Stelle scheint unterhalb der Schwimmsäule ein für die Drehung des Stammes indifferentes Internodium gewissermassen eingeschoben, an welchem die Verlängerung des Polypenstockes erfolgt, während die Schwimmsäule unterhalb der Luftkammer am Vegetationspunkte der Schwimmglockenknospen weiter wächst.

Histologisch treffen wir am Stamme von *Halistemma*, wenn auch in minder mächtiger Ausbildung, die gleichen Schichten wieder, welche ich bereits in meiner frühern Arbeit am Stamme von *Apolesia uvaria* unterschieden habe. Wahrscheinlich kehren diese Schichten bei allen Physophoriden in ziemlich übereinstimmender Gestaltung wieder.

Das äussere Epithel, am contrahirten Stamm in Querfalten gerunzelt, erzeugt eine Schicht quer verlaufender Muskelfasern, welche verhältnissmässig schmal bleiben und meist noch in ihrem Zusammenhang mit Zellen oder kernhaltigen Protoplasmaresten erhalten sind. (Taf. IV, Fig. 3, R. Mf.) In der Tiefe folgt sodann eine mächtige Lage von Längsmuskelbändern (L. Mf.), welche die Seitenflächen von radiären, aus dem Skeletblatt hervorstechenden Lamellen (R. L.), peripherischen Ausstrahlungen des cylindrischen Stützblattes (St. L.), in ganzer Länge bekleiden. Diese Längsmuskelschicht ist es, welcher der Stamm seine ausserordentliche Contractilität und die Fähigkeit der Spiraldrehung verdankt. (Vergl. Taf. IV, Fig. 2 bis 6 L. Mf.)

An den Ursprungsstellen der grösseren Anhänge, insbesondere der Schwimmglocken und Deckstücke, entsendet die äussere Faser-

schiebt des Ectoderms Ausläufer auf die lamellosen contractilen Stiele dieser Anhänge, nach deren Lostrennung jene als ansehnliche Platten, wie aus einer Faltung der Stammeswandung hervorgegangen, mit dem Stamme im Zusammenhang bleiben.

Die Innenfläche des mächtigen, zwar hyalinen, aber mehr oder minder deutlich fibrillären Stützblattes wird an manchen Stellen, am schärfsten ausgeprägt in dem Luftkammerabschnitte des Stammes, von einer Ringmuskellage bekleidet, welcher die Zellen des Entoderms aufliegen. (Taf. III, Fig. 6, R. Mf.) Genetisch entspricht diese Faserlage auch hier keiner selbstständigen, von dem auflagernden Epithel differenten Zellerlage, sondern der tieferen, in Fasern umgewandelten Protoplasmaschicht des bewimperten Entodermepithels.

Indem ich auch am Stamm von *Halistemma* die allgemeinen Verhältnisse der Structur wiederfinde, welche ich früher bereits für *Physophora* und *Apolemia* beschrieben habe, vermag ich nach wiederholten Untersuchungen grösserer Physophoriden eine Reihe von neuen für das Verständniss nicht unwesentlichen Details hinzuzufügen.

Von besonderem Interesse erscheint mir in erster Linie das Verhalten der mächtigen Zwischenschicht, welche sich als ziemlich fester elastischer Stützapparat des bei der Muskelaction in Spiralwindungen gebogenen Skelettrohrs darstellt. An der von Entoderm bekleideten Innenfläche, je nach dem Contractionszustande in schwächeren oder stärkeren ringförmigen Querwülsten vortretend, erzeugt dasselbe in seiner äussern Peripherie in radialer Anordnung eine ausserordentlich grosse Zahl schmaler, longitudinaler Lamellen, welche dicht unterhalb der Luftkammer als flache Erhebungen beginnen, aber schon an der Schwimmsäule eine sehr bedeutende Höhe erreichen, entsprechend den tiefer greifenden Faltungen des Blattes von Längsmuskelbändern, welche die Seitentflächen der radialen Lamellen bekleiden. (Taf. IV, Fig. 2, 3, 4, 5 R. St.) Auf diese Weise wird die Stützfläche für die Musculatur enorm vergrössert und zugleich die mächtige Ausbreitung und Massenzunahme der Muskelfasern ermöglicht. Auf dem Querschnitt nehmen sich die Lamellen wie schmale, dicht gestellte Septen aus, welche in die Musculatur einstrahlen und jederseits von einer Reihe rundlicher Körper, den Querschnitten der Längsmuskelbänder (L. Mf.) bedeckt, ein federförmiges Aussehen bieten. (Fig. 3.) Das Letztere tritt besonders da hervor, wo die Muskelbänder schräg longitudinal verlaufen, also beim Querschnitt in grösserer Länge getroffen sind.

Die radialen, häufig sich wiederum theilenden Skeletplatten des Physophoridenstammes (Fig. 3) haben somit genau dieselbe Function wie die circulären Falten an der Stützplatte (untere Lamelle des Gallertschirmes) der *Sumumbrella* grosser Medusen (*Rhizostoma*, *Chrysaora*), deren Ringmusculatur sich in dichten circulären Lamellen¹⁾ erhebt, gestützt von entsprechenden plattenartigen Ausläufern der Gallert. Eine wahre Homologie aber besteht mit den äussern radialen Erhebungen, welche das bindegewebige Mesoderm der Actinien²⁾ in die Muskelmasse der Unterhaut entsendet, an welcher die gleichen Längsmuskelzüge herablaufen. Wir könnten mit demselben Rechte an die Structur der Tentakeln von *Lucernaria*³⁾ und ebenso an das Bild erinnern, welches die mächtigen Randfäden mancher Medusen, z. B. der *Carmarina hastata*⁴⁾ bieten. Dieses letztere (Taf. IV. Fig. 1) wiederholt fast genau in allen Einzelheiten das Bild vom Querschnitt des Physophoridenstammes. Da E. Haeckel, welchem wir eine genaue Darstellung desselben verdanken, nicht alle Theile bestimmt und sicher zu deuten vermag und gerade das Urtheil über die Frage spätern Beobachtern überlässt, ob die dunkeln Fasern der dunkeln Radialblätter Muskeln und die hellen (der hellen Radialblätter) Bindegewebe, oder ob das Umgekehrte der Fall ist, oder ob beide Faserarten Muskelfasern von verschiedenem Bau und Werthe sind, so habe ich mir die Tentakeln von *Carmarina* nochmals auf Quer- und Längsschnitten näher angesehen und mit den Physophoridenschnitten verglichen. Indem ich die eingehende Beschreibung Haeckel's als eine durchaus zutreffende bestätige, bin ich hinsichtlich der offen gebliebenen Frage⁵⁾ zu dem unzweifelhaften Ergebniss gekommen, dass die

¹⁾ C. Claus. Ueber Polypen und Quallen der Adria, I. Acalephen. Denkschriften der k. Akademie, Wien 1877, pag. 51.

²⁾ A. v. Heider, Sagartia troglodytes, ein Beitrag zur Kenntniss der Anatomie der Actinien, Sitzungsberichte der k. Akad. der Wiss., Aprilheft 1877.

³⁾ A. Korotneff, Histologie de l'hydre et de la Lucernaire. Archives de zoologie experim., tom. V, Nr. 3, 1876, pag. 381, Pl. XV, Fig. 9.

⁴⁾ E. Haeckel, Beitrag zur Kenntniss der Hydromedusen, 1865, pag. 89–97, pl. IV, Fig. 69 und V, Fig. 61.

⁵⁾ Schon Korotneff schliesst in der citirten Arbeit aus dem Verhalten der Tentakeln von *Lucernaria* auf die Deutung des *Carmarina*-Tentakels zurück. „Les faits observés chez la Lucernaire peuvent nous servir à résoudre cette question: les fibres foncées sont indubitablement musculaires, tandis que les claires sont des dérivés artificiels de la membrane élastique.“ Selbstverständlich aber bedürfte es zur Verifikation dieser Verhältnisse einer näheren Untersuchung des Objectes selbst, die wir bei Korotneff vermissen.

Fasern der hellen Radialblätter, mit der ringförmigen Faserung der Mittelschicht übereinstimmend, lediglich als fibrilläre Differenzirungen der Stützlamelle aufzufassen sind, ähnlich wie auch dasselbe bindegewebige Gerüst am Siphonophorenstamme eine feine dichte Faserung in sich zu erzeugen vermag, welche eine concentrische und in den Radialblättern radiale Anordnung darbietet (Taf. IV, Fig. 2). Behandelt man feine Quer- und Längsschnitte mit Carminlösung, so färben sich die hellen radialen Faserblätter nebst der hellen ringförmigen Faserschicht durchaus gleichmässig und sehr intensiv, während die Faserzellen kaum verändert werden; dagegen färben sich diese durch Hämatoxylin sehr stark. Man überzeugt sich alsdann mit aller Bestimmtheit von der Continuität der Substanz, deren Faserung bei Anwendung einer alkalischen Carminlösung durch Quellung fast vollständig verschwindet. Hiemit ist der Beweis von der Natur beider Gebilde als zusammengehörige Stützsubstanz geführt, und es bleibt kein Zweifel zurück, dass nur die dunkeln Faserzellen, welche sich in einschichtiger zusammenhängender Lage um das zwischen dieselben einstrahlende Stützblatt herum falten, longitudinale Längsmuskeln sind. Quermuskelfasern an der Innenseite der Stützlamelle fehlen hier vollständig.

Fast genau dieselbe Beschaffenheit zeigt nun auch das Skeletrohr mit seinen Radialblättern am Physophoridenstamm. Bei grösseren Formen, wie *Physophora*, ziemlich dick und in ausserordentlich hohe aber schmale, wiederholt gespaltene Radialblätter auslaufend (Taf. IV, Fig. 2 und 3) besteht dasselbe aus feinen hellen Fasern, welche an den Radialblättern in longitudinaler Richtung verlaufen, am ringförmigen Innenblatt dagegen eine circuläre Anordnung einhalten und an vielen Stellen wie zu einzelnen Ringen gesondert hervortreten. Dass es sich bei diesen Fasern nicht um selbstständige, aus Zellen hervorgegangene Elemente, sondern nur um fibrilläre Züge verdichteter Substanz der hyalinen Stützlage handelt, kann man sowohl durch Quellung mittelst Alkalien, als durch Carminfärbung mit Sicherheit nachweisen. Die ringförmigen Absätze an der Innenseite der Stützlamelle sind nichts als kleinere und grössere ringförmige Faltungen der Skeletsubstanz, die noch in viel bedeutenderer Stärke am Stamme von *Forskalia* und *Agalma* hervortreten, offenbar erst im Zusammenhang mit der bedeutenden Contraction der Muskelwandung hervorgerufen.

Die Elemente der Längsmusculatur, welche die Fläche der longitudinalen Faserblätter begleiten, erscheinen als verschieden

breite, langgestreckte Bänder mit verjüngtem oder in eine feine Faser auslaufendem Ende (Taf. V, Fig. 1). Nach Kernresten habe ich bislang an den Längsmuskeln von *Forskalia* und *Halistemma* vergeblich gesucht, wohl aber im Verlaufe derselben grössere und kleinere Anschwellungen fast regelmässig beobachtet, die namentlich dann, wenn sie im Querschnitt getroffen sind, bei oberflächlicher Betrachtung leicht den Schem einer kernhaltigen Anschwellung hervorrufen können. Bei *Physophora* fand ich jedoch zwischen den Längsmuskelfasern rundlich ovale Kerne zerstreut. Dass diese Muskeln in der Tiefe des Ectoderms entstanden sind, bedarf bei ihrer Lage an der Aussenseite der Stützlamelle keines weiteren Beweises, dagegen erhebt sich die Frage, ob dieselben besonders tiefern Ectodermzellen entsprechen, deren Kerne später geschwunden sind, oder ob sie nur losgelöste Elemente von oberflächlich gebliebenen Myoblasten sind, wie wir wohl zutreffender die sogenannten Neuromuskelzellen Kleinenberg's zu bezeichnen haben. Diese Frage wird sich kaum anders als durch Untersuchung jugendlicher Siphonophoren entscheiden lassen, von Entwicklungsstadien aus, an deren Stamm die longitudinalen Faserblätter erst als schwache Erhebungen des Stützblattes in der Bildung begriffen sind, während die Muskellage noch einen einfachen Cylindermantel repräsentirt. Indessen möchte doch wohl die erste Ansicht die zutreffende sein. Form und Grösse der Muskelbänder, in deren Peripherie noch reichliche Ueberreste eines feinkörnigen Protoplasmas vorhanden sind, variirt in den verschiedenen Gattungen ausserordentlich. Bei *Forskalia* erreichen dieselben die grösste Breite, bleiben aber verhältnissmässig kurz und laufen an beiden Enden meist in feine Fasern aus (Taf. V, Fig. 1). Viel länger und schmaler erscheinen sie bei *Physophora* und *Agalmopsis*, am schwächigsten endlich am Stamme der kleinen *Halistemma*. Die eiweissreiche Substanz des Bandes, die sich überaus leicht und intensiv in Hämatoxylin färbt, erinnert auch durch die welligen, breite Querstreifen erzeugenden Faltungen an glatte Muskelfasern höherer Thiere.

Die oberflächlich gelegenen Ringfasern des Stammes stehen in der Regel den Längsmuskelfäsern an Breite bedeutend nach, bieten aber auch wiederum an verschiedenen Theilen des Stammes sowie nach den Gattungen und Arten merkbliche Unterschiede. An vielen Stellen sind im Verlaufe der Faserzüge kleine längliche Kerne im feinkörnigen Protoplasma derselben erhalten oder den

Bändern angefügt (Taf. IV, Fig. 3), so dass ihre Beziehung zu Zellen des Ectoderms bestimmter als bei den longitudinalen Bändern nachweisbar bleibt, zwischen denen es mir nur bei *Physophora* gelang, rundlich ovale Kerne aufzufinden.

Uebrigens erscheinen die Längsmuskelzüge mit ihren sie stützenden Lamellen an verschiedenen Stellen des Stammes höchst ungleich.

An dem oben die Luftblase umfassenden Stammesabschnitt, welchem die radialen Stützlamellen des Skelettrohres ganz fehlen, hat die gesamte Ectodermbekleidung einen so abweichenden Charakter gewonnen, dass es zweckmässig erscheint, dieselbe im Zusammenhang mit dem eingeschlossenen hydrostatischen Apparat vereint darzustellen.

An der mit dünner halsartiger Einschnürung beginnenden Schwimmsäule nimmt das Skeletrohr mit seinen anfangs noch niedrigen Radialvorsprüngen und den sie umlagernden Längsmuskelnbändern rasch an Mächtigkeit zu, und zwar nach allen Richtungen — die Ventralseite ausgenommen — in gleichmässiger Ausdehnung. Hier markirt sich auf dem Querschnitt eine unregelmässige krausenförmige Aufwulstung (Taf. IV, Fig. 2 Kr. W.), an welcher die Schwimmglocken beziehungsweise deren Knospen entspringen. Dieselbe wird vornehmlich durch eine nach aussen vorspringende Wucherung der hyalinen Fasersubstanz des Achsenrohres bedingt, in deren Peripherie die Muskelschicht ihre regelmässige Gestaltung aufgibt. Zwar sind zu den Seiten des Vorsprungs noch niedrige Radialblätter mit entsprechenden Längsmuskelzügen nachweisbar, dieselben verlieren sich aber allmählich nach der Mitte zu, wo die Anhänge hervorsprossen, ziemlich vollständig. In das Innere dieses die Ventrallinie bildenden Skeletvorsprungs erstrecken sich nun von Entoderm bekleidete Ausläufer des Reproductionscanals, weite gefässartige Nebenräume (Fig. 2 G.c.), welche wiederum nach der Peripherie engere Abzweigungen entsenden und durch diese mit dem oberflächlichen Ectodermbelag fast in Berührung treten. An solchen Stellen des ventralen Wulstes erheben sich die Schwimmglocken und am oberen Ende der Schwimmsäule die jungen Knospen, deren Wandung aus den beiden bekannten, nur durch eine zarte Stützlamelle getrennten Zellenlagen besteht und eine Verlängerung der gefässartigen Nebenräume des Reproductionscanals einschliesst.

An dem langgestreckten Abschnitt des Stammes, welcher auf die Schwimmsäule folgt, erscheint bei *Forskalia*, *Agalmopsis*,

Halistemma etc. die Muskelschicht nebst der zugehörigen Lage von radialen Skeletlamellen dorsalwärts ungleich mächtiger (Taf. IV, Fig. 4); rechts und links werden dieselben ganz symmetrisch allmählich weit niedriger, bis sie an der Bauchseite durch die breite krausenförmige Aufwulstung (Kr. W.), deren Seiten sie noch umkleiden, mehr und mehr schwinden. An dieser ventralen Erhebung, der Knospenlinie für Magenschläuche, Taster und Deckstücke etc., wiederholt sich im Allgemeinen das für die Schwimmsäule bereits Hervorgehobene.

Da wo am langgestreckten Stamme wie bei *Apolemia uvaria* die Anhänge büschelweise zusammengedrängt entspringen und von den benachbarten Anhangsgruppen durch lange nackte Internodien des Stammes geschieden sind, scheint an diesen letzteren der ventrale Wulst solid zu bleiben und der Gefässausstülpungen ¹⁾ des Reproductionscanals innerhalb der verdickten Skeletsubstanz zu entbehren.

Ich bin jedoch seither nicht in der Lage gewesen, die hier bestehenden eigenthümlichen Verhältnisse der Structur im Vergleiche zu den beschriebenen nochmals zu untersuchen.

An dem blasenförmig erweiterten Stammabschnitt von *Physophora*, welcher bekanntlich eine einzige und zwar rechts gewundene Spiralwindung (*Lambdaspirale*) bildet, deren eingezogene Dorsale der tiefen Einbuchtung des Sackes entspricht, scheinen die Radiallamellen und Längsmuskelbänder beim ersten Blick vollständig zu fehlen, während das Ectodermepithel den Charakter grosser, mit Körnchen gefüllter Drüsenzellen darbietet (Taf. III, Fig. 5). Die genauere Beobachtung zeigt uns jedoch, dass eine höchst zierliche Zeichnung, welche längs der äusseren Curvatur oberhalb und zwischen den Insertionsstellen der Tentakeln hervortritt, Muskelzüge zum Ausdruck bringt, auf deren Wirkung die Contractionsfähigkeit des Sackes vornehmlich zurückzuführen ist. Merkwürdigerweise aber ist dieses überraschend scharfe Bild an der Wandung des blasigen Stammes von fast sämmtlichen früheren Beobachtern übersehen, jedenfalls aber von Keinem seiner Bedeutung nach näher gewürdigt und verstanden.

In der jüngst veröffentlichten Beschreibung der *Physophora* ²⁾ *borealis*, die übrigens mit der mittelmeerischen *Ph.*

¹⁾ Vergl. C. Claus, Neue Beobachtungen über Siphonophoren etc., Zeitschrift für wissensch. Zoologie, Tom. XII, 1863. Taf. 44, Fig. 1 und 2.

²⁾ Fauna littoralis Norvegiae, Part 3. Bergen 1877, Taf. V, Fig. 1, 2, 5, 6.

hydrostatica Forsk.¹⁾ (Philippii Köll) identisch ist, haben J. Koren und D. C. Danielssen einen Theil des Bildes als polygonale Felder im Umkreis der Tentakel-Insertionen (der oberen Reihe) zur Darstellung gebracht, ohne für denselben jedoch eine Deutung versucht zu haben. Untersuchen wir aber die Felderung genauer, welche die gesammte Randfläche der nierenförmigen Blase umgreift, so finden wir, dass es sich um eine fast ringförmig angeordnete Reihe von ungleich grossen, im Allgemeinen oblongen Rähmchen handelt, deren kürzere Seiten auf der oberen und unteren Fläche des Sackes in convexen Bogen vorspringen (Taf. III, Fig. 1 und 3). Die Umrisse der Rähmchen sind durch schmale leistenähnliche Vorsprünge des Skeletblattes erzeugt, welche den feinen Cuticularspangen im Panzer der Gliederthiere verglichen werden können und in der That auch eine Art Stützapparat herstellen.

Zum Verständniss desselben ist nothwendig voranzuschicken, dass die grossen Tentakeln des äusseren Kreises nahezu in der Mitte jener Felder entspringen, so dass je ein Tentakel von einem Rähmchen umfasst wird; die kleineren Tentakeln der zweiten, wohl niemals vollzählig entwickelten Reihe inseriren sich mit jener alternirend ausserhalb der erwähnten oberen Felderreihe und entspringen merklich tiefer etwas unterhalb der ausspringenden Winkel von zwei benachbarten Feldern. An dem grösseren mir vorliegenden Exemplare der Messinesischen Physophora (Taf. III, Fig. 1—2) sind die Ansätze der auffallend klein gebliebenen Tentakeln der zweiten oder unteren Reihe (Taf. III, Fig. 2 T. A.) etwas weiter in die Mitte eines kleinen, nach unten nicht weiter umrahmten

¹⁾ Als Unterschiede von *Ph. hydrostatica* wird im Grunde nur die Form der Pneumatophore und die Gestaltung der oberen Fläche des sackähnlich erweiterten Stammesabschnittes hervorgehoben. Die Pneumatophore erscheint an ihrem oberen Ende mehr zugespitzt, an ihrer unteren Partie stärker aufgetrieben, eine an und für sich unmöglich zur Begründung von Artverschiedenheiten anreichende Abweichung, in Wahrheit aber selbst Modificationen unterworfen, denn die Pneumatophore eines kleineren Exemplares, welche auf Taf. VI, Fig. 2 abgebildet ist, stimmt fast genau mit der Gestalt dieses Abschnittes von *Ph. hydrostatica*. Zudem ist die Wandung der Pneumatophore contractil. Das zweite Unterscheidungsmerkmal, auf welches der grösste Werth gelegt wird, existirt aber überhaupt nicht; bei *Ph. hydrostatica* ist weder die Peripherie des sackförmigen Stammes nahezu kreisförmig, noch die Furche oder Incisur schwach und schmal, sondern verhält sich fast genau, wie bei der nordischen Form. Auch hier erscheint die Incisur tief und weit gerundet und veranlasst nahezu die Gestalt einer Niere mit längerer und kürzerer Vorwölbung. Jene bezeichnet das rechtsseitig vom Hilus gelegene untere Stammesende und trägt die ältesten Anhangsgruppen, diese trägt die jüngsten Polypen und Taster und endet am Eingang des Hilus mit dem Vegetationspunkt.

Feldes gerückt. Nur an einer einzigen Stelle erscheint dieses Feld (Fig. 1, 7') (zwischen Feld 6 und 7 der oberen Reihe) durch frühzeitiges Auseinanderweichen der beiden Nachbarfelder weiter aufwärts verlängert.

An dem zweiten etwas kleineren Exemplare sind die oberen Felder in geringerer Zahl und bedeutenderer Grösse vorhanden, dagegen treten die unteren Felder zahlreicher als dort und vollständiger ausgebildet in der Umgebung der unteren, ebenfalls grösseren Tentakeln in einem wenn auch unvollzähligen mit dem oberen alternirenden Kreise (Taf. III, Fig. 4, 6' bis 14') auf; während die Felder der oberen Reihe 5seitig werden, erhalten diese spitzwinklig zwischen je zwei der oberen Reihen in einander greifend, eine mehr minder regelmässig 3seitige Umschreibung mit convex vorspringender Unterseite. Wir beobachten somit an zwei *Physophora*-exemplaren, deren Artidentität keinem Zweifel unterworfen sein kann, so verschiedene Verhältnisse des Feldernetzes und der Ausbildungsgrade der zweiten Tentakelreihe, dass wir beide Exemplare gewiss für specifisch verschieden halten würden, wenn dieselben von verschiedenen Oertlichkeiten oder gar aus entfernt gelegenen Meeren stammten. An den nordischen *Physophora*-formen, welche von Koren und Danielssen in Fig. 1—6, Taf. V des citirten Werkes abgebildet worden sind, scheint wie im letztern Falle eine Doppelreihe von Feldern und von grossen Tentakeln vorhanden gewesen zu sein. Aufschlüsse über die Entstehung der Felder werden wir von dem Verhalten des Stammes und seiner Knospen am Vegetationspunkte zu erwarten haben. Bislang ist diese Stelle des *Physophora*-stammes, die bei allen von mir beobachteten Exemplaren an der linken Seite der Einbuchtung (welche ja der Dorsalseite entspricht) gelegen ist, wie es scheint, von keinem Beobachter näher untersucht worden. An derselben verzüngen sich nach dem Vegetationspunkte zu sowohl die Felder als die denselben zugehörigen, merklich näher zusammengedrängten Anhänge, nicht nur die Tentakeln, sondern auch die entsprechenden Doppelgruppen von Geschlechtsträubchen, sowie die am weitesten abwärts und centralwärts gerückten Polypen. Endlich folgen auf das kleinste noch erkennbare Feldchen kleine neben einander gedrängte Anhänge, von denen man die äussern als junge Tentakeln, die innern als junge Polypen mit der kranzförmigen Anlage des Senkfadens zu bestimmen vermag. Auch die Anlagen der Genitalträubchen sind als zwischenliegende Knospen bereits nachweisbar. Nach diesem Befunde kann es keinem Zweifel unterliegen, dass mit dem fort-

schreitenden Wachsthum die zunächst an das kleinste Feldchen anstossenden Anhangsgruppen von je einem Polypen, einer Genitaldoppelknospe und einem, beziehungsweise zwei Tentakeln, so ziemlich in der gleichen Querebene auseinanderrücken, und dass gleichzeitig im Ectoderm und Stützgewebe die Differenzirung eintritt, welche zunächst im Umkreis des äussern und später eventuell auch in der Umgebung des zweiten kleineren Tentakels das beschriebene Feld zur Anlage bringt. An dem zweiten Exemplare von *Physophora* sind nur in dem mittleren und jüngeren Theil der Spirale 9 grosse Felder des zweiten Kreises gebildet und dem entsprechend die zugehörigen Tentakeln zu bedeutender Grösse ausgebildet worden. Die Anhänge sind im Allgemeinen in der Weise gruppirt, dass je ein äusserer Tentakel und ein Doppelanhang der Geschlechtsträubchen dem gleichen Radius zugehören, während die Tentakeln der zweiten Reihe mit je einem Polypen in den alternirenden Radien liegen. Von den Geschlechtsträubchen liegt das männliche stets an der innern Seite dem Polypen zugewendet, das weibliche nach aussen dem Tentakelkreise zugekehrt, genau wie in der von Gegenbaur gegebenen Zeichnung von *Stephanospira*.¹⁾

Nach dem dargelegten Verhältniss der von erhabenen Leisten umschriebenen Felder zu den Ansatzstellen der Tentakeln, welche unter wurmförmigen Bewegungen tastend die Geschlechtsträubchen und Magenschläuche überdecken, liegt eine directe Beziehung jener eigenthümlichen Differenzirung der Stammeswand zu der Function der Tentakeln nahe. Die histologische Untersuchung ergibt nun, dass auch die Ectodermbekleidung ausserhalb und innerhalb jener Felder einen ganz verschiedenen Charakter darbietet. Der Aussenseite, das heisst der von dem Felde abgewendeten Seite des vorspringenden Rähmchens liegt ein verdicktes Epithel nebst einer tieferen Schicht von Fasern (Taf. V, Fig. 4 und 5 Fa) an, welche an der oberen Fläche des sackförmigen Stammes durchaus fehlen. Hier erscheint das Ectoderm als ein Belag flacher, grosser, ganz mit Körnchen erfüllter drüsenähnlicher Zellen, in welchen

¹⁾ In dem Texte von Gegenbaur's Arbeit freilich findet sich die umgekehrte Angabe für *Stephanospira* im Gegensatz zu *Physophora*. Koren und Danielssen haben diese aber bereits, wie ich glaube, durchaus zutreffend zurückgewiesen und auch mit vollem Rechte die von Gegenbaur als kurze Magenschläuche oder Polypen gedeuteten Erhebungen auf die etwas emporgehobenen Ansatzstellen der letzteren zurückgeführt. Die Ansatzstellen aber der abgefallenen Tentakeln scheinen Gegenbaur nicht zur Sicht gekommen zu sein.

nach Hämatoxylinfärbung ein relativ kleiner Kern sichtbar wird (Taf. III, Fig. 5). Die Fläche des Feldes selbst wird dagegen von einer ganz andern Formation von Zellen überkleidet (Taf. V, Fig. 2), deren Protoplasma nur an der Oberfläche und im Umkreis des grossen Kernes feinkörnig geblieben ist, in der Tiefe dagegen eine zarte, zusammenhängende Faserschicht erzeugt hat, welche ich ebenso wie die stärkere peripherische Faserung ausserhalb der Rähmchen für musculös halten muss (Taf. V, Fig. 5 und 6 Fa). Demgemäss würde die Contractilität des Sackes ihren vornehmlichen Sitz im Umkreis der Tentakelinsertionen haben, und hierdurch die in der That bestehende Erscheinung erklärt werden, dass die Tentakeln einander genähert werden können. Eine Bedeutung der Feldercontouren als Gefässräume oder Leitungswege der Ernährungsflüssigkeit, an die man denken könnte, erscheint bei einer solchen Structur vollständig ausgeschlossen.

Möglicherweise aber sind zwischen den Muskelfasern, welche die Aussenseite der Rähmchen in der Tiefe der Ectodermbekleidung umgürten, auch Ganglienzellen und Nervenfibrillen enthalten. Jedenfalls begegnen wir hier eigenthümlichen und schwer zu untersuchenden Gewebelementen, über deren Natur und Bedeutung an den beiden mir zur Disposition stehenden Osmium - Carminpräparaten von *Physophora* ich nicht völlig ins Klare kommen konnte. Die Faserzüge, welche das Rähmchen des Feldes umgürten, gehören entschieden einer besonderen tieferen Zellenlage an, wie auch die kleineren länglichen Kerne zwischen denselben beweisen, welche von denen des aufliegenden Epithels verschieden sind (Taf. V, Fig. 5). Da wo die Seiten zweier benachbarter Rähmchen sich einander nähern, um in radialer Richtung von nur schmalen Intervall getrennt, neben einander nach der Unterfläche des Sackes herabzuziehen, treten die entsprechenden Faserzüge zusammen und bekleiden den Boden einer Rinne (Fig. 6 Fa), deren Ränder von den Skeletleisten (L.) und deren hohem, einwärts vorspringendem Epithelbelag (Ect.) gebildet werden. In dem Boden der Rinne heben sich einzelne, in zarte Fasern auslaufende Zellen schärfer ab, die eine unverkennbare Aehnlichkeit mit Ganglienzellen haben und auffallend an die meist multipolaren Zellen in der Subumbrella der *Acalephen* erinnern, welche ich dort als motorische Ganglienzellen gedeutet habe.

Dazu kommen endlich noch die kolossalen eiförmigen Nesselkapseln (Taf. V, Fig. 4 Nk), welche an diesen Stellen in der Peripherie der Rähmchen bald vereinzelt, bald gruppenweise vertheilt liegen

und als mächtige Schutzeinrichtungen darauf hinweisen, dass hier zarte, schutzbedürftige und bedeutungsvolle Gewebselemente verlaufen.

An der unteren, das heisst von der Schwimmsäule abgewendeten Fläche des sackförmigen Stammabschnitts nimmt der Epithelbelag einen etwas abweichenden Charakter an, indem das Protoplasma der Zellen zwar auch noch eine reiche Menge von Körnchen umschliesst, aber auch bereits Fasern erzeugt, die in der Nähe vom Polypen und Geschlechtsträubchen vorwiegen und zu den Faserzellen führen, welche im Umkreis der strahlig gefalteten Ursprungsstellen jener Anhänge als Längsmuskeln auf diese letzteren übertreten.

Schwieriger ist die Frage zu entscheiden, ob das Entoderm des Sackes Muskelfasern erzeugt, deren Vorhandensein an der Innenfläche der Luftkammerwand am bestimmtesten erkannt wird. In der That beobachtet man, dass auch die Entodermzellen des Sackes in der Tiefe ihres Plasmas eine Schicht feiner Fasern gebildet haben, welche transversal, also ringförmig verlaufen und sich mit den Faserzügen des Ectodermbelags etwas schiefwinklig kreuzen (Taf. V, Fig. 3). Dieselben sind mit den hyalinen Fibrillen der Mesodermplatte und ihrer longitudinalen schwachen Radialblätter nicht zu verwechseln.

Eigenthümliche Abweichungen erfährt die Structur des Stammes an dem apicalen, oberhalb der Schwimmsäule hervorragenden Abschnitt, welcher einem birnförmigen Aufsätze ähnlich, als Luftkammer (Pneumatophore) den hydrostatischen Apparat umschliesst. Morphologisch war dieser complicirte Abschnitt im Allgemeinen schon längst wohl verstanden¹⁾, so dass die entwicklungsgeschichtlichen Resultate, welche wir neuerdings insbesondere Metschnikoff verdanken, kaum mehr als eine Bestätigung der aus den anatomischen Befunden abgeleiteten Auffassung zu geben im Stande waren. Von fast allen²⁾ Beobachtern wurde der hydrostatische, im Innern des Stammesaufsatzes suspendirte Apparat für eine Duplicatur der äusseren Leibeswand mit eingelagerter Luftblase erklärt, und ebenso waren die meisten Beobachter darüber

¹⁾ R. Leuckart, Zur näheren Kenntniss der Siphonophoren von Nizza, pag. 315. C. Gegenbaur, Beiträge zur näheren Kenntniss der Schwimmpolypen pag. 43. C. Claus, Ueber Physophora hydrostatica l. c. Th. Huxley l. c. pag. 6.

²⁾ Allerdings mit Ausnahme von M. Edwards und Leuckart, nach welchen der Luftbehälter an seinem unteren offenen Ende mit dem Reproductions-canal communiciren sollte.

einig, dass die mit Luft gefüllte unten geöffnete Flasche von der sackförmigen Einstülpung der Stammeswand umlagert wird, nach dem Reproductionscanale hin aber vollständig abgeschlossen sei. Dieses von Gegenbaur bei *Rhizophysa*, von Huxley bei *Rhizophysa*, *Physophora* und *Agalma* und von mir bei *Physophora*, *Forskalia*, *Agalma* dargelegte Verhältniss habe ich später¹⁾ bei Gelegenheit nochmaliger Nachuntersuchung bestätigt gefunden und die im Innern der Luftpammer befindliche offene Luftflasche mit spröder structurloser Wand von dem dieselbe umlagernden und nach der Productionshöhle hin abschliessenden Luftsack scharf unterschieden.

Metschnikoff hat im Gegensatz zu Haeckel,²⁾ welcher die chitinige Luftflasche als Ausscheidungsproduct des Entoderms betrachtet und die primitive Gastrovascularhöhle direct in den inneren Raum der Luftsackanlage übergehen lässt, gezeigt, dass die Luftflasche von einer Ectodermeinstülpung erzeugt wird, welche zugleich das Entoderm in den Centralraum vor sich her treibt. Unter solchen Umständen ist die Anlage des Luftapparats dem Knospenkern der Schwimmglocke an die Seite zu stellen, keineswegs aber, wie es Metschnikoff thut, einer umgestülpten Schwimmglocke gleichwerthig zu setzen. Wohl würde man dem Entwicklungsmodus entsprechend die gesamte Pneumatophore als eine Art Schwimmglocke betrachten können, deren Knospenkern einen Epithelialbelag nebst innerer Cuticularmembran und Luftpöhlung anstatt des Muskelepithels eines vorn geöffneten mit Wasser gefüllten Schwimmsacks erzeugt. Wir würden dann weiter die zwischen Luftsack und Pneumatophorenwand befindlichen, durch Septen getrennten Canäle den Radiargefässen gleichwerthig erachten, deren Zahl freilich keine constante bleibt.

Bezüglich des Luftsacks, an dessen Bildung das Entoderm als Ueberkleidung eine wesentliche Rolle spielt, habe ich meiner früheren Darstellung hinzuzufügen, dass sich an der Wand desselben auch die hyaline Stützlamelle der Stammeswand

¹⁾ C. Claus, Neue Beobachtungen etc. 2. Ueber die Structur und Bedeutung des Luftsacks.

²⁾ E. Haeckel, l. c. pag. 16, 22, 23. Wenn ich selbst früher an *Physophoriden*larven durch die scheinbare Selbstständigkeit der Zellen der Luftsackwand verleitet wurde, an der Entstehungsweise des Luftapparates durch Einstülpung von der Stammeswand zu zweifeln, so muss ich doch bemerken, dass diese Entwicklungsstadien viel zu weit vorgeschritten waren, um einen sicheren Rückschluss auf die Entstehungsweise zu gestatten.

wiederholt und direct durch das hyaline Gewebe der ebenfalls vom Entoderm überkleideten Septen mit jener in Verbindung steht. Bei *Physophora* finde ich ebenso wie bei *Agalmopsis* und *Halistemma* in der Regel acht solcher Scheidewände mit entsprechenden Kammern vor, während ich an der Luftkammer von *Forskalia* nur fünf Septen gebildet sehe. Ich beschrieb deren früher sechs. Indessen kommen thatsächlich in der Zahl der Septen und Kammern sogar innerhalb derselben Art Abweichungen vor, wie ja an einem Exemplare der borealen *Physophora* von Koren und Danielssen 9 Radialstreifen (als Ausdruck der Septen) als Eigenthümlichkeit dieser vermeintlichen Art beschrieben worden sind. Ich finde bei der zweiten hier näher besprochenen *Physophora* sogar 10 Septen vor und halte diese Differenzen Angesichts der bei verschiedenen Gattungen auftretenden Unterschiede in der Septenzahl um so begreiflicher, als wir ja auch am Mantel der medusoiden Genitalgemmen Schwankungen des Gefässverlaufes beobachten und anstatt 4 zuweilen 3 oder 5 Radialgefässanlagen antreffen.

Stellen wir die specielleren Structurverhältnisse für die einzelnen Theile der Luftkammer fest, so stellt sich die Wand der Luftflasche als eine spröde, unregelmässig streifige, von vielen Beobachtern geradezu chitinös genannte Membran mit aussen anliegendem flachen Epithel dar, von welchem sich bei *Physophora* nur die grossen Zellkerne deutlich erhalten haben. Reste einer inneren Epithelbekleidung habe ich vergeblich gesucht und muss demnach annehmen, dass die inneren Zellen des Knospenkerns vielleicht schon beim Auftreten der Luftblase im Larvenkörper zu Grunde gingen, — wie denn auch in der That bereits früher von mir das Vorhandensein einer spärlichen mit Körnchen durchsetzten Flüssigkeit in der unteren Partie des Luftsackes nachgewiesen wurde — und dass entweder dieser aus der äussersten Schicht der Ectodermknospe hervorgegangene Epithelbelag die Luft absondert, oder dass es die Entodermzellen des unteren gegen die Mündung der Luftflasche ¹⁾ zugewendeten Theils des

¹⁾ Die Thatsache, dass man bei mikroskopischer Untersuchung der vom Stamme abgeschnittenen Luftkammer durch den Druck des Deckgläschens in einzelnen Fällen Luft am apicalen Pole auspresst, erkläre ich mir, da sie Ausnahmefall, nicht Regel ist, durch die Annahme einer künstlich durch den Druck erzeugten Berstung der Wandung am Apicalpole. In der Regel weicht, wie ich von Neuem wiederholt beobachtet habe, die Luft in den unteren Abschnitt des Luftsackes, den sie alsdann blasenförmig auftreibt.

Luftsackes sind, welche die Luftsecretion in die dem Luftsack hermetisch anliegende Luftflasche besorgen.

Die letztere Ansicht ist nicht nur durch die eigenthümliche, von mir bereits früher beschriebene Beschaffenheit der Epithelialbekleidung des unteren geschlossenen Luftsackabschnittes, sondern auch durch das von Gegenbaur bei *Rhizophysa filiformis* beobachtete Verhalten unterstützt worden. Denn wahrscheinlich sind doch die Zöttchen-ähnlichen Vorsprünge, welche hier die Wandung des Luftsackes in den Reproductions-canal entsendet, nichts als Faltungen der drüsigen Wand, die sich bei stärkerer Füllung des Luftsackes mehr und mehr ebnen würden. (Vergl. das von Huxley untersuchte Exemplar.) Indessen ist dieser Vorstellung wiederum das Vorhandensein einer besonderen Stützlamelle des Luftsacks nicht günstig.

Eine normale Ausmündung des oberen Luftflaschenendes durch einen apicalen Porus der Stammeswand muss ich nach wie vor für die von mir untersuchten Physophoriden zurückweisen; da, wo eine solche beschrieben worden ist, halte ich dieselbe für künstlich oder doch jedenfalls erst secundär entstanden.

An der Wandung der Luftkammer, welche dem obersten Abschnitt der Stammeswand entspricht, haben übrigens die Gewebelemente eine besondere, von den übrigen Theilen des Stammes abweichende Beschaffenheit gewonnen. Vor Allem treten die hyalinen Radialblätter mit ihren Längsmuskelbündeln zurück und die glatte Oberfläche der dünnen Stützlamelle wird von zarten Längsfasern bedeckt (Taf. III. Fig. 7), deren aufliegendes Epithel sehr verschiedene Zellelemente in sich einschliesst. Die bei weitem vorwiegende Zahl der Zellen mit grossem Kerne (M. Z.) steht im directen Zusammenhang mit den unterliegenden Longitudinalfasern, deren Myoblasten sie darstellen, spärlich nur treten die grossen unregelmässigen Körnchenzellen (K. Z.) auf. Dagegen finden sich kleine mit unregelmässigen Fortsätzen versehene Zellen, die theilweise an Bindegewebszellen erinnern und deren Faserausläufer mehr oberflächlich nach verschiedenen Richtungen divergiren. Unter diesen Zellen gewinnen jedoch einzelne durch die Beschaffenheit ihrer zarten langen Ausläufer eine gewisse Aehnlichkeit mit Ganglienzellen. Endlich dürften grosse, zum Theil blasige Lücken (L.), theils auf den Ausfall von Cnidoblasten (Nesselkapselzellen), theils auf grosse Vacuolenzellen zurückzuführen sein.

Die innere aus dem Ectoderm entstandene Bekleidung der Luftkammerwand besteht aus einer Lage von Ringmuskelfasern

mit aufliegendem grosskörnigem Epithel (Taf. III, Fig. 6). Da wo von den Stützlamellen die Septen entspringen, welche im Umkreis der Luftflasche die Wandung des Luftsackes tragen, setzt sich die Epithelialbekleidung auf die Septen fort, ohne jedoch an diesen Muskelfasern zu erzeugen. In gleicher Weise ist wiederum die Aussenfläche des Luftsackes von Ectoderm überkleidet, das in der Umgebung des unteren offenen Luftflaschenendes eine als Sphincter fungierende Ringmuskellage zur Ausbildung bringt. Endlich habe ich hervorzuheben, dass bei grösseren Physophoriden, wie *Physophora* und *Agalmopsis* die von Entoderm bekleideten Septen selbst wieder weite oder enge Gefässräume in sich bergen. Da mir jedoch kein umfassendes und namentlich für genauere Untersuchung dieser Binnenräume und ihres Beleges genügend conservirtes Material zu Gebote stand, muss ich gegenwärtig auf ein eingehenderes und erschöpfenderes Bild von dem Baue dieses merkwürdigen Stammesabschnittes verzichten.

Die Schwimmglocken.

Die Schwimmglocken, welche schräg abwärts zur Achse des Stammes geneigt, diese mit zwei Fortsätzen umgreifen, erreichen bei *Halistemma tergustinum* etwa eine Länge von 3 bis $3\frac{1}{2}$ Mm. bei ziemlich derselben Breite. Ihre Verbindung mit der Stammesachse wird durch einen lamellosen, schwach contractilen Stiel vermittelt, auf dessen Wand oberflächliche Muskelfasern des Stammes übertreten. Nach dem oberen Pol und ebenso nach dem unteren Ende der Schwimmsäule werden sie in der Regel merklich kleiner, so dass auffallender Weise die mittleren Schwimmglocken den grössten Umfang erreichen, die doch den weiter abwärts gelegenen an Alter zurückstehen.

Dem bilateral-symmetrischen Baue entsprechend, werden wir im Anschluss an bereits früher gebrauchte Bezeichnungen die dem Stamme zugewendete Schwimmglockenfläche als hintere oder dorsale, die gegenüberliegende, frei nach aussen vorragende als vordere oder ventrale unterscheiden, während die aufwärts nach der Luftfläche zugekehrte Seite als obere, die entgegengesetzte als untere bezeichnet werden soll.

Die Configuration der Dorsalfläche wird durch das Auftreten zweier kegelförmiger Gallerterhebungen bestimmt, in welche sich zwei nach hinten gerichtete Nebenräume des Schwimmsacks hineinerstrecken (Taf. I, Fig. 5 und 5' Kf.). Diese nach der Median-

ebene der Schwimmglocke einwärts eingebogenen Fortsätze, welche auch bei den anderen Agalmiden mit zweizeiliger Schwimmsäule wiederkehren, nehmen von rechts und links den Stamm zwischen sich und liegen von beiden Seiten alternirend wie eingekeilt einander an (Taf. I, Fig. 2). Zwischen beiden Keilfortsätzen erhebt sich noch eine mässige Aufwulstung mit rinnenartiger Impression, in welcher der Achsentheil der Schwimmsäule unmittelbar anliegt. An der oberen Fläche bildet die Schwimmglocke eine mässig gewölbte Erhebung (Of), in welcher das obere Mantelgefäss endet, aber auch nach abwärts setzt sie sich in einen schwach gewölbten Vorsprung mit dem Ende des unteren Mantelgefässes fort (Taf. I, Fig. 3 und 6).

Nicht minder complicirt gestaltet sich die Oberfläche der Ventralseite, über welche mehrere kantig vorspringende Erhebungen (Fig 4 V_k¹ und V_k²) in paarig symmetrischer Gruppierung nach der ganz am unteren Ende gelegenen Schwimmsackmündung herablaufen. Dazu kommt noch eine schwach ausgebuchtete, nicht minder prominirende Seitenkante (Sk), welche auch für die dorsale Fläche die seitliche Begrenzung bezeichnet und mit jener am oberen medianwärts durch das innere Paar der Ventralkanten tief ausgebuchteten Vorderrande zusammentrifft. Der untere, flach abgestutzte Theil der Ventralseite umfasst den kurzen Schlund des Schwimmsackes mit der fast 3seitig gerundeten Mündung, welche bei der ansehnlichen Breite des musculösen, mit zwei seitlichen Zapfen (Fig. 6 z) verbundenem Velums verhältnissmässig eng genannt werden kann.

Die räumliche Gestaltung des Schwimmsacks entspricht im Allgemeinen der Configuration der Oberfläche, indem sich in die umfangreichen Fortsätze der Mantelsubstanz auch Ausläufer der ersteren, Nebenräumen gleich, hineinerstrecken und beide Seitenhälften durch eine mehr oder minder ausgesprochene Einbuchtung, welche den Eingang in den dorsalen Nebenraum bezeichnet, abgegrenzt sind (Fig. —5). Der Mündung gegenüber markirt sich am oberen Ende eine mediane kuppelförmige Erhebung im Grunde des Schwimmsacks.

Die Befestigungsstelle der Schwimmglocke mit ihrem Stiel, dem lang ausgezogenen lamellosen Fortsatz des Stammes, liegt ziemlich genau zwischen den dorsalen Kegelfortsätzen und wird durch den Eintritt des Stielgefässes bezeichnet, welches nach Abgabe des oberen (Taf. I, Fig. 6, OMg.) und unteren (UMg.) oberflächlichen Mantelgefässes in der Tiefe die 4 Schwimmsackgefässe abgibt.

Die beiden medianen Gefässe verlaufen geradlinig, das untere (USg.) an der Dorsalseite, das obere (OSg.) an der Dorsalfläche aufsteigend, zugleich über die ganze Ventralfläche. Die beiden Seitengefässe bilden je zwei symmetrische Doppelschlingen, von denen die innere (der Medianebene zugewendete) den hinteren Nebenraum des Schwimmsacks von innen auswärts emporsteigend umzieht, und ausschliesslich der Dorsalfläche angehört (Fig. 3), die viel grössere äussere die Seitenhöhle des Schwimmsacks versorgt, mit ihrem aufsteigenden Schenkel lateral fast unterhalb der Seitenkante (Fig. 4 und 5), mit dem absteigenden Schenkel an der Ventralseite in der Nähe der äusseren Ventral-kante verläuft (Fig. 6). Das Ringgefäss wiederholt natürlich die (rundlich) 3seitige Form der Schwimmsackmündung.

Bezüglich des feinen Baues gilt für die Schwimmglocke von *Halistemma* dasselbe, was ich bereits für *Physophora* und *Agalma* hervorgehoben habe. Das zarte äussere Plattenepithel, welches an den kantigen Erhebungen, sowie besonders an den Vorsprüngen nahe der Schwimmsackmündung Nesselkapseln erzeugt, bedeckt die hyaline structurlose Mantelsubstanz, in der weder zellige Einlagerungen noch auch die feinen elastischen Fasern auftreten, wie ich sie bei *Physophora* nachweisen konnte. Letztere sind offenbar dieselben Gebilde, welche im *Acalephen*-mantel von Max Schultze als elastische Fasernetze beschrieben und seitdem auch in der Gallerts substanz von *Craspedoten*, z. B. *Car-marina*, *Sarsia*, wenn auch in einfacherer Form beobachtet wurden.

Die complicirte Structur des Schwimmsacks treffen wir auch hier wieder, wenngleich sich das mit Kernen besetzte äussere Blatt, die Stützlamelle, bei *Halistemma* nicht so deutlich als selbstständige Membran von der Muskelhaut abhebt und nur an den von aussen eingedrückten Kernresten erkannt wird. Diese bei *Physophora* viel bestimmter hervortretende Membran entspricht der zuerst von Allman nachgewiesenen Epithelschicht an der unteren Seite der Gallertscheibe *craspedoter* Medusen. Obwohl ich an den ausgebildeten Schwimmglocken der *Siphonophoren* immer nur Kerne und niemals die Grenzen der Zellen erhalten finde, steht doch die Homologie dieser Gebilde mit dem erwähnten Plattenepithel ausser Zweifel, wie insbesondere auch die Entwicklungsvorgänge zeigen, die ich nicht nur für die Schwimmglocken von *Siphonophoren*, sondern auch für die zu *Podocoryne* gehörigen *Sarsien* verfolgen konnte. In beiden Fällen handelt es

sich um Reste der Gefässplatte. Das innere mächtigere Blatt des Schwimmsacks besteht aus Ringmuskelfasern und einem dieselben bedeckenden Epithel, welches jene in der Tiefe aus seinem Protoplasma erzeugt hat.

Die Muskelfasern machen den Eindruck schmaler quergestreifter Bänder von bedeutender Länge: bei genauerer Untersuchung aber zeigt es sich, dass sie aus kürzeren in einander verflochtenen Spindelfasern bestehen. Kerne habe ich niemals in dem Stratum der Muskelfibrillen beobachtet und glaube ich um so bestimmter die Zellen des aufliegenden Epithels als die zugehörigen Elemente (Myoblasten) in Anspruch nehmen zu können, als es einmal nicht gelingt, dieselben von dem Muskelstratum zu trennen und andererseits die Form und Lage der Zellen zum Verlauf der Fibrillen eine ganz bestimmte Beziehung bietet. Bei deutlich markirter Abgrenzung handelt es sich um langgestreckte, ziemlich regelmässige, sechsseitige, fast überall zweikernige Zellen, deren Längsachse mit dem Faserverlaufe der Fibrillen gleiche Richtung einhält (Fig. 16). Beim Zerzupfen bleiben stets Protoplasma-körnchen und Kerne dieser Zellen an den Muskelfasern haften und ebenso wenig vermag man am natürlichen oder optischen Querschnitt eine Abgrenzung nachzuweisen. (Fig. 17 R. Mf.) Es handelt sich demgemäss hier um das gleiche Verhältniss wie an der Subumbrella der Craspedoten, z. B. der Sarsien¹⁾ sowie der Acalephen. Sehen wir nun gar, dass bei einzelnen Quallen, wie bei Mnestra²⁾, die Subumbrella ausschliesslich aus langgestreckten Spindelzellen besteht, welche in sich die Muskelfibrillen enthalten und somit Epithel und Muskelfasern zugleich repräsentiren, so gewinnt die zuerst von Brücke für die Subumbrella von Aurelia gegebene Zurückführung eine neue wesentliche Stütze.

Das Velum zeigt eine äussere und innere Bekleidung von Plattenepithel und zwischen beiden die Straten von Muskelfibrillen, welche durch eine sehr zarte homogene Stützlamelle geschieden sind. Die zu dem Epithel der Innenseite bezügliche Muskellage besteht genau wie die des Schwimmsacks ausschliesslich aus circulären Fasern und ist als die directe Fortsetzung jener Schicht über dem irisartigen Grenzsaum der Mündung zu betrachten.

¹⁾ Fr. E. Schulze, Ueber den Bau der Syncoryne Sarsii etc. Leipzig 1873.

²⁾ C. Claus, Ueber die Muskelzellen von Mnestra parasitica. Schriften d. zool. bot. Gesellsch. zu Wien 1875. Taf. I.

Das äussere Epithel erzeugt vornehmlich an den Seiten des Velums minder gleichmässige radiale Faserzüge, welche der Querstreifung entbehren.

Was die Entwicklung der Schwimmglocken anbetrifft, so kann ich mich in gleicher Weise an meine früheren Angaben über *Physophora* und *Agalma* anschliessen, bin jedoch im Stande, dieselben wesentlich zu ergänzen und zu berichtigen. Wie sämtliche Anhänge des Siphonophorenleibes, so entstehen auch die Schwimmstücke aus kleinen zweischichtigen Knospen, welche man in verschiedenen Grössen und Entwicklungsstadien am oberen Ende der Schwimmsäule unterhalb des Luftsacks antrifft. Die kleinsten sind fast kuglig, besitzen aber bereits zwischen dem höheren Ectoderm- und dem flacheren Entodermbelag der blasigen Höhle eine deutliche Stützmembran, die nach Entfernung des Ectoderms als continuirliche Bekleidung hervortritt.

An etwas grössern Knospen nimmt man an dem freien distalen Pole eine Verdickung des Ectoderms wahr, welche hügelförmig in das Innere vorspringt und die hyaline Stützlamelle sammt dem angrenzenden Abschnitt des Entoderms vor sich hertreibt (Taf. I, Fig. 8 Knk.). Der durch den keilförmig einwachsenden „Knospenkern“ eingestülpte Entodermsack nimmt somit die Form eines zweiblättrigen Bechers an. Die zwischen beiden Blättern zurückbleibende Höhlung ist die directe Fortsetzung des Stielcanals und erscheint selbst becherförmig, um mit dem weiteren Wachsthum in vier interradianalen Feldern zu obliteriren. Ich kann nicht zugeben, dass es Ausstülpungen des anfangs kreisförmigen Randes des Hohlbeckers sind, durch welche die vier Radiarcanäle angelegt werden, sondern finde die Anlage zu denselben in den vier noch nicht gesonderten radialen Abschnitten des spaltförmigen Gastralraumes, der von vornherein beim Einwachsen des Zellzapfens weit nach dem distalen Pole hin sich erstreckt. Nachweisbar wird im Zusammenhang mit der besonderen Gestaltung des Knospenkernes, welcher in den Interradien stärker wuchert, eine Scheidung des peripherischen Hohlraumes in vier Canäle bewirkt, die anfangs durch enge Spalten zusammenhängen, dann nach Obliterirung derselben als Radiärgefässe dicht nebeneinander liegen und erst später mit fortschreitendem Wachsthum sich weiter von einander entfernen. Dass dem so ist, ergeben die Bilder des Querschnitts mit aller nur wünschenswerthen Sicherheit (Taf. I, Fig. 10, 11, ferner 12, 14). Die gleiche Form des Wachsthum habe ich auch an den jungen Medusensprossen von *Podocoryne*

erkannt und halte demgemäss das Auftreten von vier Hohlknospen als Anlagen der Radiargefässe auch bei den Medusen der Hydroidgruppe für zurückgewiesen. Stellt man junge Schwimmglockenknospen mit etwas ausgebildeterem Knospenkern im optischen Querschnitt ein, so überzeugt man sich, dass zwischen den vier vollkommen getrennten Radiargefässen in den von Vorsprüngen des Kernes begrenzten Interradien eine aus zelligem Gewebe gebildete Schicht (Fig. 10) liegt, die ich auf nichts anderes als auf Abschnitte der in Zwischenradien zusammengepressten Entodermblätter zu beziehen vermag.

Je grösser die nicht mehr ganz kugeligen, sondern im Querschnitt oblongen Knospen werden, um so weiter entfernen sich die verhältnissmässig engeren Radiargefässe von einander, um so dünner und breiter erscheint anderseits die interradiäre zellige Schicht auswärts vom Knospenkern, dessen Centrum sich bereits aufzuhellen und einen Hohlraum zu bilden beginnt (Taf. I. Fig. 11). Die Anlage des Ringgefässes vermochte ich erst auf späteren Stadien nachzuweisen und schliesse demgemäss, dass dieses nicht von Anfang an als Grenztheil des Hohlraums am Rande des Entodermbechers entwickelt ist, sondern erst später durch Wiederauseinanderweichen der Gefässplatte gebildet wird, in welche circuläre Fortsätze der Radiärkanäle eintreten. Mit dem weiteren Wachsthum gewinnt die Knospe unter fortschreitender Abflachung an der proximalen Seite zwei Auswüchse und am distalen Ende rings um die Oeffnung des noch engen Hohlraumes einen mächtigen Ringwall, so dass sie einer abgeflachten Glocke ähnlich sieht. Noch ist die Hauptmasse aus den hohen Epithelien des Ectoderms gebildet, unter welchem die dünne Stützlamelle den später so mächtigen Gallertschirm vertritt. Die ungleichmässige aber symmetrische Wucherung des Ectoderms ist es auch, welches die mit fortschreitendem Wachsthum eintretende Gestaltung der Schwimmglocke bestimmt. Im vorliegenden Stadium entspricht die Längsachse der Glockenknospe so ziemlich der dorsoventralen Achse des ausgebildeten Schwimmstückes, die obere Fläche muss sich also noch in bedeutender Wölbung hervorheben, da die beiden Auswüchse zu den Seiten des Stieles die Anlagen der dorsalen Kegelfortsätze sind, in welche sich die Nebenräume des Schwimmsackes hinein erstrecken. Dem entsprechend wächst auch das ventrale Radiargefäss in aufsteigendem Bogen zu so bedeutender Länge, während die noch einfachen, nur um die Fortsätze gebogenen Seitengefässe die grosse ventrale Schlinge zu bilden

haben. Untersuchen wir die nachfolgenden Zwischenstadien von etwa $\frac{1}{3}$ bis 1 Mm. Glockenbreite, so finden wir vornehmlich an der oberen Fläche, sowie am Seitenrande geringe Aufwulstungen des Ectoderms, welche den späteren kantigen Erhebungen der Mantelsubstanz entsprechen. Während diese in reichlicher Menge abgesondert wird, markiren sich an der Oberfläche in breiten, stark verdickten und mit Nesselkapseln erfüllten Ectodermstreifen die Züge der ventralen und seitlichen Kanten, der oberen Kante am Vorderrande und ihrer Verlängerung über die beiden dorsalen Fortsätze. Die Verdickung des Ectoderms am Mündungsrande dagegen bestimmt im Verein mit den Enden der seitlichen und äusseren ventralen Kante die Configuration des Velums. An jungen Glocken von etwa 1 Mm. Breite (Fig. 7) erscheinen die Epithelialverdickungen noch viel mächtiger und die unterliegenden Vorsprünge und Erhebungen der Mantelsubstanz breiter und durch geringere Zwischenräume getrennt, als an ausgebildeten Glocken von 3 bis $3\frac{1}{2}$ Mm. Breite.

Demnach kann es keinem Zweifel unterliegen, dass es vornehmlich das in symmetrischen Zügen aufgewulstete, mit der Ablagerung der Mantelsubstanz immer zarter und dünner werdende Ectoderm ist, welches aus seinem Protoplasma jene ausscheidet, und somit als die Matrix derselben fungirt.

Das Entoderm bildet zunächst die Auskleidung des Gefässapparates, sowie des den Nahrungssaft zuleitenden Stielgefässes, scheint aber für die Ausbildung des Mantels von geringerer Bedeutung als bei den Acalephen. Immerhin wird es besonders in der frühesten Zeit der Mantelbildung an der Erzeugung der anliegenden Gallertschicht betheiligt sein. Auch an der unteren, dem Schwimmsack zugewendeten Fläche des entodermalen Doppelblattes wird eine hyaline Lage ausgeschieden, gewissermassen eine zarte Stützplatte des Schwimmsacks, sowohl an den 4 Gefässen als an den intermediären Zonen, welche durch Rückbildung der Entodermschicht, beziehungsweise durch die Obliteration der ursprünglichen Höhlung charakterisirt sind. Ueber die näheren Vorgänge dieser interessanten und für das morphologische Verständniss der Schwimglocke wie überhaupt des Medusenleibes wichtigen Veränderungen habe ich mir an Querschnitten jüngerer und älterer Knospen von Physophora-glocken ausreichende Aufschlüsse verschafft. Querschnitte junger Knospen (Fig. 12 und 13) stellen zunächst die am optischen Querschnitt der *Halistemma* dargestellten Befunde ausser Zweifel, indem sie das Verhältniss der vier Radiarcanäle zu der

intermediären Gefässplatte, wie ich diese Partien des Entoderm-Doppelblattes der gleichwerthigen Bildung der Acalophen entsprechend bezeichnen will, in bestimmter Form zur Darstellung bringen. An älteren Knospen (Fig. 14) tritt die bilaterale Form der jungen Schwimmlocke und der symmetrische Verlauf ihrer Gefässe schärfer hervor, man sieht aber auch die zwischengelagerte Gallert der Mantelsubstanz sowie das untere Blatt derselben in continuirlicher Ausbreitung an der Grenze der vom Knospenkern erzeugten Einwucherung, welche sich als eine Schicht hoher cylindrischer Ectodermzellen differenzirt hat (Fig. 13 und 14 Knk). Die Höhlung des Knospenkernes vollzieht sich dieser Differenzirung parallel, indem die Cylinder-Zellen auch centralwärts einen zarten Grenzsaum erhalten, welcher die Peripherie der sich mit Flüssigkeit füllenden Spalte, der Anlage des Schwimmsackraumes, bezeichnet. (Fig. 14.) Durch Querschnitte, welche an noch weiter vorgeschrittenen jungen Schwimmlocken gewonnen sind, wird es klar, dass die bereits in meiner Abhandlung über *Physophora* (l. c. pag. 12, Taf. 26, Fig. 16a) als Aussenblatt des Schwimmsacks unterschiedene, mit Kernen behaftete Membran der Stützlamelle des Schwimmsacks nebst aufgelagerten Resten der Gefässplatte entspricht, während das musculöse Innenblatt der Subumbrella nebst Epithelialbekleidung lediglich aus der hohlen Zellenlage des Knospenkernes hervorgeht. In diesem Punkte bedarf meine frühere Darstellung, in welcher ich die quergestreiften Muskelfibrillen des Schwimmsacks für eine besondere, von der Epithelialbekleidung verschiedene Zellenlage hielt und demgemäss genetisch als Entodermbildung betrachtete, einer wesentlichen Berichtigung.

Der Vergleich der Siphonophorenglocke mit dem Leib der Hydroidmeduse sowohl als mit der Acalephe zeigt nun eine überraschend vollkommene Uebereinstimmung sowohl im feineren Baue als in der Entstehungsart. Schon von Allman¹⁾ wurde, wie oben hervorgehoben, an der Innenseite der Gallertlage von *Sarsia* eine zarte Zellendecke beobachtet, die später Fr. E. Schulze²⁾ eingehender untersucht und abgebildet hat. Ich selbst kenne die gleiche Schicht der *Podocoryne* meduse, für welche sie auch bereits von C. Grobben³⁾ richtig beschrieben worden ist. Diese

¹⁾ G. J. Allman, *Gymnoplactic or Tubularian Hydroids* Part. I. pag. 114.

²⁾ Fr. E. Schulze, Ueber den Bau von *Syncoryne Sarsii*. Leipzig 1873, pag. 17, Taf. II, Fig. 10, 11 i.

³⁾ C. Grobben, Ueber *Podocoryne carnea*. Sitzungsab. der Akad. der Wissensch. Wien. Novemberheft 1875.

zarte Zellenplatte ist nichts anderes als die oben für die Siphonophoren-Schwimmglocke dargestellte Membran, welche dem ursprünglich gleichmässig gestalteten Doppelblatt des Entoderms ihre Entstehung verdankt und welcher nach dem Schwimmsack zu noch ein zarter cuticularer Saum, die Stützlamelle des Schwimmsacks anliegt. Indem diese aber nur an den vier Radien und intermediären Radien mit der aussen anliegenden Zellenplatte im festen Zusammenhang bleibt, an den breiten zwischen liegenden Streifen sich — wahrscheinlich erst secundär in Folge der kräftigen Function des Schwimmsacks — von der Umbrella abhebt, entstehen sowohl bei der *Synecoryne* als *Podocoryne* qualle die acht bekannten Spalträume, die unrichtiger Weise der Leibeshöhle (Coelom) höherer Thiere verglichen werden konnten. Es handelt sich aber um nichts weiter als um eine secundäre partielle Abhebung des mit dem Schwimmsack fester verbundenen unteren Gallertplättchens von dem anliegenden Entodermblatt.

Die Differenzirung der Medusengemmen wird demgemäss bei den Hydroidmedusen ganz ähnlich auch wie bei den Siphonophoren durch Obliterirung der Intermediärräume des hohlwandigen Entodermkelches stattfinden, so dass nicht, wie Fr. E. Schulze für *Sarsia* meint und wie ich selbst früher für die Schwimmglocken der Siphonophoren darstellte, die Radiärgefässe durch taschenförmige Randausstülpungen der Wandhöhlung gebildet werden, sondern die hohl bleibenden Radialfelder des Entodermkelches sind. In der That scheint L. Agassiz¹⁾, soweit ich dessen breite und schwerfällige Darstellung von der Medusenentwicklung der *Coryne mirabilis* zu verstehen vermag, bereits die richtige Ansicht vertreten zu haben, wenn er die Verhältnisse auch complicirter machte, als sie wirklich sind. Der Querschnitt einer *Sarsiaknospe*, im Holzschnitt Fig. 10, pag. 193 dargestellt, wiederholt fast genau die von mir gegebenen Querschnitte der jungen Schwimmglockenknospe.

Was Agassiz als „the middl vall of the disc“ unterscheidet und in jenem Holzschnitt mit „iw“ bezeichnet, ist nichts anderes als die Anlage zu der vermeintlichen unteren Zellenlage der Umbrella, die aber in Wahrheit, weil noch von einer tieferen, wenn auch sehr zarten Lamelle, der Stützlamelle des Schwimmsacks, überlagert wird, in Wahrheit also in der Gallerte selbst liegt und genetisch

¹⁾ L. Agassiz, Contributions to the natural history of the united states of America, vol. IV, pag. 193, Taf. XVIII.

für die Intermediärfelder dieselbe Doppellage von Entodermzellen repräsentirt, wie die Gefäßwandung in den Radiärfeldern. Das Ringgefäß entsteht wahrscheinlich auch hier erst secundär durch spätere Aushöhlung am Randsaume der Intermediärfelder von den Enden der Radiargefäße aus.

Die Richtigkeit dieser für die Hydroidmedusen versuchten Zurückführung wird in hohem Grade durch die inzwischen von mir näher untersuchten Verhältnisse der Gefäßbildung bei den Acalephen unterstützt. Wenn sich die *Scyphistoma* zur Strobilisirung anschickt und in dem ringförmigen Abschnitte der Polypenleibes die Ephyraform zur Anlage bringt, so kommt auch hier freilich in 8 Intermediärfeldern ein Anschluss der oralen und aboralen Entodermlage zu Stande, wodurch die 8 radiären Ausstülpungen, welche als Anlagen der Radiargefäße (1. und 2. Ordnung) in die 8 Doppellappen des Scheibenrandes eintreten, viel länger erscheinen, als sie in Wahrheit sind. Nachher aber entstehen auch in den Radien der Intermediärfelder vom Magenraum aus nach dem Rande zu fortschreitende Aushöhlungen der Gefäßplatte, welche zu der Anlage der intermediären Gefäßstämme führen, bei *Chrysaora* jedoch schon an der Strobila gebildet werden. Untersucht man das Gewebe junger Ephyren in den Zwischenfeldern der 8 Radialstücke, so findet man diese durch ein helles Zellennetz zusammengehalten, welches die Anlage der ¹⁾ „Gefäßplatte“ darstellt.

Alle weiteren Complicationen der Gefäßentwicklung und zunächst die Bildung des Ringgefäßes erfolgen erst secundär durch Aushöhlung der Gefäßplatte von den Gastrovascularräumen aus, wie dies bereits L. Agassiz für die Gefäßnetze von *Aurelia* sehr richtig dargethan hat. Je nachdem sie überhaupt unterbleiben oder unter diesen oder jenen Modificationen zum Ablaufen kommen, erhalten wir die als Familienunterschiede so wichtigen Gegensätze der Pelagiden, Aureliden, Rhizostomiden etc., die sämmtlich in den 8 Radialsäcken der 8 Randlappenpaare ihren gemeinsamen Ausgangspunkt haben.

Nach dem Erörterten besteht zwischen den Schwimmglocken der Siphonophoren, der Craspedoten (Hydroidmedusen) und Acalephen (Ephyramedusen) eine volle Homologie der Gewebsschichten, die

¹⁾ C. Claus, Studien über Polypen und Quallen der Adria. I. Acalephen. Denkschriften der Wiener Akademie 1877, pag. 21 etc.

uns erst jetzt vollkommen klar wird und auch die Beziehung von Meduse und Polyp in's rechte Licht stellt. Denn nunmehr erscheint uns jene einem abgeflachten, scheibenförmigen Polypen gleich, dessen niedriger aber mächtig verbreiteter Gastralraum in der Peripherie in Folge intermediärer Verwachsungsfelder zu Radiarcanälen umgestaltet wurde.

Die Stützsubstanz der losgelösten und mehr oder minder gewölbten Apicalfläche gestaltet sich zu einer reichlicheren, die Mantelgallert bildenden Mesodermulage, während die der oralen Fläche in ganzer Ausdehnung der entodermalen Gefässplatte den Charakter einer sehr dünnen aber festen Stützlamelle bewahrt und zur Stützplatte des Schwimmsacks wird, welcher aus der concav gekrümmten, mit Radialfasern des Ectodermepithels bekleideten Mundscheibe des Polypen hervorgeht. Der Mundzapfen wird zum Mundstiel der Meduse, der sich in vier mehr oder minder armförmig verlängerte Fortsätze auszieht, beziehungsweise einen Kranz von Tentakelchen entwickelt. Die Fangarme aber des Polypen werden zu den Randfäden oder Tentakeln am Scheibenrande, die wenigstens nach vorausgegangenem Schwunde der Polypenarme an Stelle dieser als morphologisch gleichwerthigen Anhänge hervortreten. Vergleichen wir die neugeborene Flimmerlarve der Tubularien, insbesondere die sog. *Actinula* (*Tubularia larynx* ¹⁾), so erhalten wir beim ersten Anblick eher den Eindruck einer kleinen Meduse als den eines jungen frei schwimmenden Polypen. Wir beobachten an derselben einen einfachen, relativ niedrigen, aber sackförmig erweiterten Gastralraum, einen hohen, in vier Tentakeln auslaufenden Mundzapfen sowie 10 Fangarme am Rande der schwach eingebogenen Mundscheibe und haben somit gewissermassen eine indifferente Zwischenform vor uns, aus der sich mit nachfolgendem Wachsthum ebenso gut eine Meduse als ein Polyp entwickeln könnte. Und Gleiches lehrt uns ja auch der Generationswechsel der Acalephen, die Scyphistoma und Strobila mit ihren als Ephyren sich ablösenden Segmentscheiben.

Deckstücke.

Diese bei den Agalmiden so überaus zahlreich am Polypenstock sich erhebenden Anhänge sind flache Schuppen von überaus variabler Gestalt und Grösse. Die einen erscheinen breit

¹⁾ Vergl. G. J. Allman, A Monograph of the Gymnoplactic Tubularian Hydroids, Part. II 1872, Taf. XXI, Fig. 6.

und gedrungen, die anderen ziemlich schmal und gestreckt, doch laufen alle am distalen, dem Stamme abgewendeten Ende in drei zipfelförmige Vorsprünge aus, von denen die beiden seitlichen rechts und links auseinanderstehen und die grösste Breite des Deckstückes bezeichnen. Dass diese Anhänge medusoiden Gemmen entsprechen und speciell als rückgebildete Schwimmglocken aufzufassen sind, hat insbesondere Haeckel aus der Gestaltung der jugendlichen Larvenstücke von *Physophora* und *Crystallodes* abzuleiten versucht. Indessen war bereits aus dem Verhalten der Deckstücke ausgebildeter Siphonophoren dieselbe Auffassung schon früher zur Geltung gebracht. Nicht nur die hyaline Mantelsubstanz, sondern auch das Auftreten von seitlichen Nebencanälen an der Insertionsstelle des Stieles (*Diphyes*, *Galeolaria*), sowie von Mantelgefässen (*Praya*) hatte schon R. Leuckart Anlass gegeben, die Deckstücke zu den medusoiden Anhängen der Siphonophoren zu stellen. Verfolgen wir die allmähliche Ausbildung der Deckschuppe von der einfachen zweischichtigen Knospe an, so beobachten wir im Gegensatz zur Schwimmglocke wohl eine Verdickung des Ectoderms am distalen Pole, aber keine zur Bildung eines Knospenkerns führende Einstülpung. Während zwischen beiden Zellschichten die Ausscheidung von Gallertsubstanz beginnt, heben sich am Ectoderm ausser der medianen noch zwei seitliche Verdickungen empor, die Anlagen der drei Zipfel mit ihren aufgelagerten Nesselbatterien. Ich sehe in diesen drei Gruppen von Nesselorganen, die freilich im ausgebildeten Zustande mehr reihenweise auseinander rücken und in drei zusammenstossenden, kantigen Erhebungen der Schirmsubstanz entsprechenden Reihen (Taf. II, Fig. 1—3) dem distalen Abschnitt des Deckstückes auflagern, eine Wiederholung der drei auch an den provisorischen Deckstückchen von Agalmiden-Larven auftretenden Häufchen grösserer Nesselkapseln an, welche Haeckel bei *Crystallodes* als „Zellenknöpfe“ bezeichnet hat. Auch am distalen Abschnitt junger Schwimmglocken finden sich ähnliche Verdickungen des Ectoderms, in denen sich grössere Nesselzellen entwickeln. Wie bereits hervorgehoben, kommt es bei der Differenzirung des Deckstückes gar nicht zur Bildung eines Knospenkerns und einer Gefässplatte: die Gefässansläufer der Centrallöhle, welche bei *Crystallodes* zu den seitlichen Zellenknöpfen treten, können demgemäss morphologisch keineswegs den Radiärgefässen des Schwimmsackes, sondern lediglich den divertikelartig angelegten Mantelgefässen der Schwimmglocke an die Seite gestellt werden. Man sieht also, wie es mit

dem Adelsdiplome bestellt ist, welches Haeckel diesen Gefässen als Resten von Radialcanälen und den seitlichen Zellenknospen als Resten von Randfäden eines herabgekommenen Medusenschirms zu verleihen Anlass fand.

Die in allen Uebergängen nachweisbaren Entwicklungszustände von der zweischichtigen Knospe an bis zur ausgebildeten hyalinen Deckschuppe lassen keinen Zweifel zurück, dass die Mantelsubstanz wie bei der Schwimmglocke, als zarte Stützlamelle angelegt, in ihrer späteren Gestaltung vornehmlich vom Ectoderm abhängig ist. Nicht nur die allmähige Abflachung der anfangs hohen Cylinderzellen, die zusehends mit der Dickenzunahme der Gallert parallel fortschreitet, sondern auch der bereits für die Schwimmglocken hervorgehobene Umstand, dass die Gallerte den Verdickungen des Ectoderms entsprechende Vorsprünge und kantige Erhebungen bildet, beweist dies Verhältniss klar und bestimmt.

Das Deckstück sitzt bekanntlich nicht mit dem proximalen Ende seines Centralcanals, sondern mittelst eines kurzen Stieles, dessen Gefäss an der unteren Fläche in einiger Entfernung vom proximalen Ende der Centralhöhlung in diese einmündet, dem Stamme auf. Schon Leuckart beschrieb die Contractionen des Stiels, durch welche das Deckstück dem Stamm genähert wird, kannte aber die lamellöse Gestalt desselben nicht, welche durchaus der Form des Schwimmglockenstiels entspricht und wie dieser longitudinale Muskelfasern enthält (Taf. II. Fig. 4).

Polyp (Saugröhre) mit Fangfaden und Nesselknöpfen.

Unterhalb der schuppenförmigen Deckstücke entspringen in geringen Intervallen die übrigen Anhänge, und zwar meist in der Weise, dass zwischen je zwei grösseren mit Senkfäden besetzten Polypen vier bis fünf kleinere, mit Geschlechtsträubchen besetzte Taster sprossen (Taf. II, Fig. 4). Auch diese letzteren liegen von einander in entsprechenden Intervallen getrennt und nicht wie bei *Crystallodes* mit je einem Polypen zu einer Individuengruppe zusammengedrängt. Vielmehr wiederholt die Aufeinanderfolge der zwischen den Deckschuppen geschützten Anhänge das von Sars¹⁾ für *Agalmopsis elegans* beschriebene Verhältniss. Allerdings hat Sars in seiner Art zwei verschiedene Agal-

¹⁾ Vergl. M. Sars, Fauna littoralis Norvegiae, Christiania 1846. pag. 32—41. (*H. elegans* mit den Nesselknöpfen auf Taf. V, Fig. 5 u. 6 u. Taf. VI, Fig. 1, *A. Sarsii* mit den Nesselknöpfen auf Taf. V, Fig. 7 u. 8 und Taf. VI, Fig. 10.)

miden zusammengefasst, die von Kölliker¹⁾ näher beschriebene *Agalmopsis Sarsii* und eine *Halistemma*-Art, welche als *H. elegans* Sars zu bezeichnen sein würde und jedenfalls mit der Triester Form sehr nahe verwandt ist.

An grösseren Exemplaren treten etwa 20 bis 24 Polypen auf. Ihrer Form nach wie die Saugröhren aller Siphonophoren überaus contractil und veränderlich, sind sie an dem durch Verdickung der Ectodermis ausgezeichneten Basalabschnitt mit einem unregelmässig ramificirten braunrothen Pigmentfleck geziert, der nicht selten auf die Basis des Fangfadens übergreift. Die kleinen Pigmentkörnchen sind hier wie auch an anderen Anhängen Erzeugnisse oberflächlicher Ectodermzellen, in deren Protoplasma sie sich anhäufen (Taf. I, Fig. 18. Mit Ausnahme des Basalabschnittes, an dem sich jedoch noch ein kurzer Stiel (Fig. 5 St.) als Träger des Senkfadens absetzt, bleibt die äussere Ectodermis dünn und zart, und demgemäss erscheint auch die der Stützlamine aufgelagerte muskulöse Längsfaserschicht in der Tiefe des Ectoderms nur schwach entwickelt. Der untere stielförmig verjüngte Theil des Basalabschnitts dürfte vielleicht mit Rücksicht auf die unmittelbare Beziehung des verdickten nachfolgenden Theils, dessen Cavität sich von dem eigentlichen Magen physiologisch nicht trennen lässt, besser für sich allein als der Grundtheil oder Stiel des Polypen unterschieden werden. Charakteristisch für denselben ist die seitliche Verdickung seines Ectoderms zu einem mit langen Cilien bekleideten Wimperwulst. (Taf. II, Fig. 5 Ww.), der direct in die Basis des Fangfadens mit den jüngsten Anlagen der Nesselknöpfe (Nkn.) übergeht. Der Stiel ist somit der gemeinsame Träger von Polyp und Fangfaden, der freilich bei *Forskalia* eine ausserordentliche Länge erreichen kann und einem Seitenaste des Stammes ähnlich, auch eine Menge von Deckstücken erzeugt. Erst auf das stielförmige Proximalstück, das mit Rücksicht auf den stielförmigen Träger der übrigen Anhänge (Schwimmglocke, Deckstück und Taster) als morphologisch besonderer Abschnitt unterschieden zu werden verdient, folgen die drei von Leuckart als Basalstück, Magen und Rüssel bezeichneten Abschnitte des eigentlichen Polypen, die freilich ganz allmählig in einander übergehen. Der erste, bei *Halistemma* und verwandten Agalmiden wulstförmig aufgetriebene Abschnitt (Fig. 5 W.) ist vornehmlich durch die mächtige Verdickung des Ectoderms ausgezeichnet, in welchem

¹⁾ Kölliker, Die Schwimmpolypen von Messina. Leipzig 1853. Taf. III.

grosse, ovale Nesselkapseln erzeugt werden. Auch an diesem Theil tritt eine starke Wimperbekleidung ebenso wie am Rüsselende (R.) hervor. Hinsichtlich des den Gastralraum bekleidenden Entoderms aber vermag ich keinen wesentlichen Gegensatz zu dem mittleren Abschnitt, den man als Magen im engeren Sinne bezeichnet hat, aufzufinden; denn wenn auch die Räumlichkeit des letzteren weiter und ausgedehnter erscheint, bei manchen Siphonophoren auch die sogenannten Leberstreifen enthält, so sind es doch ganz ähnliche vacuolenhaltige Zellen, aus welchen die Entodermbekleidung besteht (Fig. 5 Va.). In dem mittleren Abschnitt freilich beginnen dieselben Faltungen zu erzeugen, welche sich in Form mehr oder minder regelmässig vorspringender Längswülste in den kaum scharf abzugrenzenden, überaus contractilen Rüsselabschnitt fortsetzen. Der Querschnitt eines gut gehärteten Polypen (Taf. IV, Fig. 8 u. 9) gibt uns genaueren Aufschluss über diese wohl nicht überall in gleicher Zahl sich wiederholenden Entodermwülste. Man überzeugt sich, dass dieselben lediglich Faltungen der Zellen entsprechen und nicht etwa noch in ihrer Achse einen Ausläufer der Stützlamelle enthalten, welche sich als ein einfacher Cylindermantel über die Basis der Wülste hin erstreckt. (Fig. 9. St. L.)

Bei *Physalia* vermissen wir an den tasterähnlichen Polypen diese Längswülste des Ectoderms, treffen dagegen an deren Stelle zöttchenartige Erhebungen an (Taf. V, Fig. 10), die schon den Autoren bekannt und insbesondere von Huxley näher beschrieben wurden. Es sind zahlreiche kleine Filamente, deren Wimperzellen von braunrothen Pigmentkörnern mehr oder minder vollständig erfüllt, zahlreiche dunkle Flecken an der Innenwand des Polypen entstehen lassen. Der ansehnliche Kern dieser Zellen wird durch die dicht gehäuften, Säuren und Alkalien gegenüber sehr resistenten Pigmentkörnern meist vollständig verdeckt. Nach Huxley soll die Achse jedes Zöttchens von einem hellen Canal durchsetzt sein, welcher am basalen Ende mit dem Zwischenraume zwischen Entoderm und Ectoderm verbunden sein soll. Dass es sich nicht um einen Canal, sondern um eine solide Achse handelt, ähnlich wie bei den Mesenterialfäden der Anthozoen und Acalephen, bedarf kaum der besonderen Constatirung. Ich kenne diese helle Achse sehr wohl vom optischen Querschnitt einer lebend untersuchten *Physalia* von Neapel (Taf. V, Fig. 11), vermochte aber ihren Zusammenhang mit der Stützlamelle nicht zu constataren. Die nur in einfacher Schicht die Achse umlagernden Zellen sind ausserordentlich hohe

Kegelzellen, die sich nach der Peripherie zu bedeutend verbreitern.

Morphologisch glaube ich in den Längswülsten wie in den Filamenten, wenn auch das Stützgewebe hier nicht zur selbstständigen Ausbildung gelangt, die Aequivalente von Magenwülsten (*Seyphistoma*) und Gastralfilamenten der *Acalephengruppe* zu erkennen, die in gleicher Weise bei der Verdauung eine wesentliche Rolle spielen. Auch finden sich *Cnidoblasten* in dem Filamentepithel zerstreut.

Die Entodermbekleidung der tasterartigen Polypen von *Physalia*, zwischen ringförmigen Erhebungen der Stützlamelle ausgebreitet, besteht aus unregelmässigen drüsenähnlichen Zellen, deren Inhalt fast ganz von grossen runden Körnern gebildet wird (Taf. V, Fig. 9). Die meisten dieser Anhänge sind auch am proximalen Ende ganz wie Taster blind geschlossen und hier mit grossen runden Nesselkapseln besetzt, auch tragen sie an ihrem Stiele die Geschlechtsgemmen.

Von den amöboiden Fortsätzen und von den Bewegungserscheinungen, welche die bewimperten Magenellen der Polypen während des Lebens zeigen, habe ich bereits früher an einem anderen Orte ¹⁾ Mittheilungen gemacht, die es hinreichend erklären, dass fremde Körper, wie namentlich gesprengte Nesselkapseln, so häufig im Protoplasma derselben auftreten. Auch dürfte in diesem Sinne die von *Vogt* ²⁾ gemachte Beobachtung von dem Eintreten kleiner Indigopartikelchen in die Vacuolen erklärt werden, die freilich irrthümlich als wenig tiefe Räume oder offene Drüsensäckchen gedeutet wurden.

Hinsichtlich der Mächtigkeit des Ectoderms und seiner Längsmuskelzüge (Taf. IV, Fig. 9 L. Mf.) stehen übrigens die Polypen unserer *Halistemma* den homologen Anhängen grösserer *Physophoriden* bedeutend nach. Bei *Physophora* und *Physalia* finde ich, dass sogar radiäre Ausstrahlungen der Stützlamelle, wenn auch nur als niedrige Erhebungen zwischen die Längsmuskelbekleidung einstrahlen, und Gleiches gilt in viel ausgedehnterem Massstabe für die mächtig entwickelten Taster, an welchen somit die Structur des Stammes, wenn auch in gewisser Abänderung, wieder zur Erscheinung kommt. Aber auch an der Innenseite der Stützlamelle findet sich eine Lage regelmässiger Fasern,

¹⁾ C. Claus, Schriften zool. Inhalts. Wien 1874. Die Gattung *Monophyes* etc. pag. 30 u. 31.

²⁾ C. Vogt, l. c. pag. 102 u. 103.

die sich mit den Längsfasern der Aussenbekleidung rechtwinklig kreuzen und als Ringsmuskelfasern zu deuten sind. Besonders schön treten dieselben am Polypen von *Physophora* auf, und kann man sich nach Behandlung mit verschiedenen Farbmitteln (Carmin-Hämatoxylin) auf das bestimmteste überzeugen, dass sie nicht etwa Bindegewebe, Fibrillen der Stützlamelle, sondern derselben aufgelagerte Elemente sind, die kaum anders denn als Muskelfasern, freilich wiederum als Erzeugnisse der Entodermzellen, zu betrachten sind.

Schon früher habe ich für *Physophora* ¹⁾ und *Apolemia* ²⁾ diese Ringfaserung am Polyp und Taster beobachtet, mit derselben freilich irrthümlich auch die äussere Längsfaserlage an die Innenseite der Stützlamelle verlegt. Die damals noch unzureichenden Hilfsmittel der Untersuchung, insbesondere die Unbekanntschaft mit der so überaus fördernden Methode feiner Querschnitte, hat diesen Irrthum veranlasst, in den übrigens auffällenderweise auch Keferstein ³⁾ und Ehlers verfallen sind.

Am Stiele des Polypen erhebt sich bei *Halistemma* als Ursprungsstätte für den Senkfaden ein ansehnlicher Wimperwulst (Taf II, Fig. 5 Ww.), dessen ich bisher bei keinem Beobachter besonders erwähnt finde. Der Senkfaden beginnt als eine enge Spirale dicht gestellter Knospen, welche als Anlage zu den Seitenfäden nebst Nesselknöpfen mit ihrer Entfernung von dem Ursprung des Fangfadens länger werden und in der Entwicklung vorsehreiten.

Wie wir überall in Form und Bau des Nesselknopfes vortreffliche Anhaltspunkte zur Charakterisirung der Gattungen und Arten besitzen, so finden wir auch am Nesselknopf von *Halistemma tergestinum* Besonderheiten, welche diese Art von Verwandten unterscheiden. Am nächsten steht derselbe, soweit ich die Literatur vergleichen kann, einer für die nordische *Agalmopsis elegans* von Sars ⁴⁾ beschriebenen Nesselknopfform, neben der freilich an derselben Art nach jenem Autor noch zwei andere Formen von Nesselknöpfen auftreten sollen. Die beiden letzteren beziehen sich aber, die eine auf die noch jugendliche, die

¹⁾ C. Claus, Ueber *Physophora* etc. pag. 19 und 20.

²⁾ Derselbe, Neue Beobachtungen etc. pag. 8 u. 9.

³⁾ Keferstein und Ehlers, Zoologische Beiträge, Leipzig 1831.

⁴⁾ M. Sars, l. c. pag. 35. Schon Sars hebt übrigens die Möglichkeit hervor, dass die verschiedene Form von Fangfäden auf verschiedene, durch andere Charaktere nicht trennbare Arten hinweise, beziehungsweise durch Altersunterschiede begründet sein kann.

andere auf die ausgebildete *Agalmopsis Sarsii* Köll., welche Sars mit seiner *Halistemma*-Art zusammengeworfen hat, und nur die letztere kann demgemäss mit Rücksicht auf die Bildung des Nesselknopfes hier in Betracht kommen. Derselbe (im Werke von Sars sub a beschrieben und auf Taf. V, Fig. 5 u. 6. abgebildet) besitzt einen glockenförmigen, unten offenen Mantel, welcher einen in 5 bis 6 Spiralen gewundenen purpurrothen Fangfaden, nebst dem langen ungefärbten, einziehbaren Endfaden einschliesst. Nicht minder ähnlich ist der von Huxley¹⁾ für die südatlantische *Stephanomia Amphitritis* Per. abgebildete Nesselknopf, stimmt sogar in der niedrigen Gestalt des glockenförmigen Involucrums noch besser zu *Halistemma tergestinum*, deren Nesselknopf jedoch von beiden Formen sofort durch die viel geringere Zahl der Spiralwindungen seines braunroth pigmentirten Nesselstranges abweicht. Dieser bildet ähnlich wie bei *Forskalia Edwardsii* nur $2\frac{1}{2}$ Spiraltouren, von denen die letzte sammt dem langen Endfaden ganz frei ausserhalb des Mantels liegt. Jedenfalls aber besteht für die Nesselknöpfe der drei genannten Physophoriden der gleiche Typus, der bei Ausfall des Involucrums zu den Nesselknopfformen von *Halistemma rubrum* und den *Forskalia*-Arten hinführt, während die Duplicität des Endfadens nebst contractiler Zwischenblase für die Gattungen *Agalmopsis* (*Sarsii*), *Agalma* (*Okenii* und *breve*), sowie *Crystallodes* (*rigidum*) und *Athorybia* charakteristisch ist. Noch complicirter wird endlich der Nesselknopf von *Physophora* (und der von derselben generisch kaum zu trennenden *Stephanospira*), wie ich schon früher an einem anderen Orte eingehender dargestellt habe.

Am Nesselknopf (Taf. II, Fig. 7 und 8) unserer *Halistemma*, dessen Entwicklungsstadien die für andere Formen, wie z. B. *Forskalia*, bekannt gewordenen Verhältnisse wiederholen (Fig. 7), deckt das Involucrum nur die obere Spirale des rechtsgewundenen Nesselstranges, über dem sich noch der obere freie Endabschnitt des Angelbandes in etwa $1\frac{1}{2}$ Spiraltouren ausbreitet (Fig. 8 Agb.). Das Involucrum besteht aus einem Gewebe polygonaler, blasig aufgetriebener Saftzellen, zwischen denen kleine Cnidoblasten mit glänzenden Nesselkapseln vertheilt liegen. Am freien unteren Rande desselben bilden die etwas verdickten Zellen einen geradlinigen scharfbegrenzten Saum, an welchem der Durchmesser des flach glockenförmigen Mantelraumes seine bedeutendste Grösse erreicht. An

¹⁾ Huxley, Hydrozoa pag. 73, Taf. VI, Fig. 7 u. 8.

Entwicklungsstadien (Fig. 6), die in allen Uebergängen an der Basis jedes Fangfadens zu finden sind, überzeugt man sich leicht, dass die Zellenlage des Mantels aus einer Wucherung des Ectoderms hervorgeht und als anfangs schmale, flach ausgebreitete Duplicatur erst später mit der Differenzirung des Angelbandes den spiralgewundenen Nesselstrang überwächst. Auch Sars hat bereits für *H. elegans* einen unvollständig entwickelten Nesselknopf mit beginnender Mantelbildung dargestellt (Sars l. c. Taf. V, Fig. 6), denselben jedoch als eine Nesselknopfform mit vorgezogenem Nesselband aufgefasst.

Ueber den feinen Bau dieser ihrem Wesen nach noch immer höchst räthselhaften Anhänge habe ich neue bemerkenswerthe Ergebnisse nicht mitzuthellen und beschränke mich an diesem Orte auf nur wenige, die Cnidoblasten betreffenden Bemerkungen. An dem oberflächlichen Grenzsaum der Zelle finden wir dicht über dem distalen Pole der Nesselkapsel eigenthümliche, offenbar zum Sprengen dienende Einrichtungen, denen ähnlich, welche als Cils von Hydroiden und Medusen, sowie von jugendlichen Siphonophoren schon seit längerer Zeit bekannt sind. Auch hier erheben sich sowohl an den birnförmigen Nesselkapseln des Endfadens als an den stäbchenförmigen Kapseln des Nesselstranges feine steife Cnidocils als Fortsätze des Protoplasma's, das sich jedoch auch bereits flächenhaft in Form einer deckelähnlichen Platte verdichtet (Fig. 10 b.). An den grossen eiförmigen Nesselkapseln, welche in zwei Reihen die Seiten der oberen Spirale des Nesselstranges besetzen, zeigt dieser Apparat eine noch complicirtere Gestaltung, indem sich anstatt eines einzigen Cnidocils ein zarter, kegelförmiger, längsstreifiger Zapfen, wie aus einer Anzahl starrer Cils zusammengesetzt, auf dem Deckel der Kapsel innerhalb eines eigenthümlichen festen Plasmaringes erhebt (Fig. 10 a.).

Das untere proximale Ende der Cnidoblasten läuft häufig in einen kürzeren oder längeren Fortsatz aus, der wie auch an den Nesselkapseln erzeugenden Zellen von Actinien, Lucernarien und Medusen (*Podocoryne*) lediglich als Träger die Anheftung vermittelt. Da wo sich derselbe zu bedeutender Länge auszieht, erscheint der Epithelialbelag, in welchem die functionsfähigen Nesselkapseln mit den Cnidocils eine oberflächliche Lage einnehmen, ungewöhnlich hoch, was besonders schön an den knopfförmigen Endanschwellungen der tentakelähnlichen Fangfäden von *Porpita* zu beobachten ist (Taf. II, Fig. 11). Dass diese Fasern nichts mit nervösen Elementen zu thun haben und etwa gar, wie Korotneff

bei *Lucernaria* supponirt hat, Nervenfäden selbst sind, welche in das Protoplasma der Nesselkapsel-Zelle eintreten, bedarf keiner besonderen Widerlegung, zumal diese faserähnlichen Basalfortsätze an den Cnidoblasten des Endfadens der Nesselknöpfe, wie ich bereits früher für *Forskalia* und andere Siphonophoren gezeigt habe, paarweise mit einander verbunden sind.

Aus der Structur des sog. Angelbandes, dessen oberes Ende am Nesselknöpfe von *Halistemma* in selbstständigen Windungen, vom Nesselstrang unbedeckt zu Tage tritt (Fig. 8), vermag ich vorläufig nicht zu entscheiden, ob dasselbe musclöser Natur ist und nicht lediglich ein elastisches Band vorstellt. Innerhalb der Spiralzüge dieses Doppelbandes, welche an der Innenseite des spiraligen Nesselstranges verlaufen, bleibt in der Achse des Spinalganges, der Spindel einer Wendeltreppe vergleichbar, ein enger centraler Spiralstrang ausgespannt, welcher den Axencanal repräsentirt und bei verwandten Physophoriden schon von früheren Beobachtern dargestellt worden ist. Unter solchen Umständen glaube ich meine frühere Auffassung, nach welcher das Angelband eine Entodermbildung sei, nicht aufrecht erhalten zu können. Immerhin handelt es sich hier um ein nach Bau, Function und Entwicklung noch höchst unvollkommen gekanntes Gebilde, dessen Verständniss von genaueren Untersuchungen der Nesselknöpfe grösserer Siphonophoren zu erwarten steht.

Der contractile gegliederte Senkfaden, dessen Seitenfäden die Nesselknöpfe tragen, wiederholt überall in mehr oder minder vereinfachter Form die Structur der Stammeswand. An Querschnitten (Taf. II, Fig. 9) tritt im Umkreis des Centralcanals mit seiner Entodermbekleidung die mächtige Stützlamelle nebst peripherischen, von Längsmuskeln überzogenen Radialblättern hervor, und zwar sind die letzteren an der stärker aufgetriebenen Seite des Fangfadens mächtiger entwickelt. Das oberflächliche Epithel erscheint im Contractionszustande durch sehr ausgeprägte Querfalten wie gerunzelt und enthält zahlreiche kleine Cnidoblasten, die mit grossen granulirten oder blasig aufgetriebenen Zellen wechseln. Bei *Physophora* machen sich an den Radialblättern sogar secundäre Spaltungen und Verästelungen geltend, die besonders ausgeprägt an der symmetrisch gestalteten Seite der Aufwulstung hervortreten (Taf. IV, Fig. 6). Auch an den überaus dehnbaren Seitenfäden, den Stielen der Nesselknöpfe (Taf. IV, Fig. 7), kehrt die gleiche Structur, wenngleich in bedeutend vereinfachter Form, wieder.

Taster.

Diese morphologisch den Polypen so nahe stehenden, von einigen Forschern geradezu jungen Polypen an die Seite gestellten Anhänge wiederholen sich bei *Halistemma* in beträchtlicher Zahl. In jedem Intervall zwischen je zwei Polypen entspringen meist vier oder fünf Taster, an geschlechtsreifen Individuen sämtlich mit Genitaltrübchen besetzt (Taf. II, Fig. 4). Auch der Taster erscheint an seiner Basis roth pigmentirt und wiederholt (Taf. I, Fig. 18) auch in seiner feineren Structur die für den Polypen hervorgehobenen Schichten, allerdings mit charakteristischen Modificationen.

Wir können auch am Taster einen Stiel unterscheiden, der, dem Polypenstiel entsprechend, den wenn auch kurz und einfach bleibenden Senkfaden und unterhalb desselben die Genitaltrübchen (MG. WG.) trägt. An dem nun folgenden Körper des Tasters finden wir freilich die drei Abschnitte des Polypenleibes nicht als differente Regionen ausgeprägt, wir vermissen insbesondere — und dies gilt für die Taster sämtlicher uns bekannten Siphonophoren — die wulstförmige Ectodermverdükung des basalen Abschnitts mit ihren Cnidoblasten. Hierin sowie in dem meist blindgeschlossenen Rüsselende des Tasters liegt morphologisch der Hauptcharakter desselben dem Polypen gegenüber begründet, wenn auch in einzelnen Fällen, wie bei *Physalia*, selbst diese Merkmale zur Aufrechterhaltung des Gegensatzes beider Polypoidformen uns im Stiche lassen.

Rücksichtlich der Gewebe finden wir unterhalb des zarten Aussenepithels die Längsmuskelschicht wieder, dann folgt die einfache Stützlamelle, die zarte Ringmuskulatur und die Entodermbekleidung, deren Besonderheit vornehmlich auf dem regelmässigen Auftreten grosser Vacuolen und der Ablagerung braunrother bis gelblicher Pigmente und kleiner krystallinischer Concremente im Protoplasma des Entoderms beruht. Es sind grosse polygonale Epithelzellen, die fast regelmässig zwei Kerne und eine grosse oder mehrere kleinere Vacuolen einschliessen (Taf. V, Fig. 8). Längswülste des Entoderms, wie wir sie am Polypen finden, vermissen wir in den Tastern, wenngleich namentlich bei mächtiger Vacuolenbildung einzelne Zellen oder Zellreihen mit starker Wölbung in das Lumen vorspringen. Nur in den Tastern von *Apolemia* sind mir ganz normal drei mächtig entwickelte Längszüge von grossen mit Zellsaft strotzend angefüllten Zellen bekannt geworden, die unweit der geschlossenen Tasterspitze mit einem rothbraun pigmentirten

Wulste ¹⁾ endigen. Im distalen Rüsselabschnitt des Tasters findet man durchwegs die Wimperhaare des Entoderms besonders mächtig entwickelt, während im Ectoderm der gleichen Region Cnidoblasten in grösserer Zahl gehäuft sind. Die starke Bewimperung erhält oft grössere Ballen von Körnchen, gesprengten Nesselkapseln und festen unverdaulichen Ueberresten verschiedener Nahrungskörper in rotirender Bewegung. Wahrscheinlich werden solche als Faeces zu betrachtende Ballen schliesslich aus dem Lumen des Gastralraumes nach aussen entfernt, indem sich am distalen Ende eine Oeffnung bildet, durch welche dann der Taster eine noch grössere Aehnlichkeit mit einem Polypen gewinnt. Vielleicht ist aber diese Entleerungsweise von Verdauungsresten eine abnorme, da in der Regel doch wohl die Mundöffnung der Polypen die Auswurfstoffe nach aussen befördert. Ueberhaupt dürfte der Antheil, den der Taster an dem Acte der Verdauung nimmt, ein mehr secundärer sein und mehr die weitere Verarbeitung der Säfte unter Bildung von Ausscheidungsstoffen betreffen, die sich eben in Form von Pigmenten und krystallinischen Concrementen im Zellinhalte ablagern (Taf. II, Fig. 4). In diesem Sinne erscheint auch die Bezeichnung der Taster als Saftbehälter nicht übel gewählt, wenn freilich in anderen Fällen, wie insbesondere bei *Physophora*, die Function des Schutzes und der tastenden Bewegung mehr in den Vordergrund tritt.

Bei *Physophora* erreicht die Structur der Tasterwand unter allen mir bekannten Siphonophoren die höchste Complication, indem die lamellosen Erhebungen des Stützblattes mit ihrer Umlagerung von überaus feinen Längsmuskelfasern, den Bau des Stammes wiederholen (Taf. V, Fig. 7). Dazu kommt der Epithelialbelag des Ectoderms, dessen Elemente sich grossentheils zu hohen, hier und da vacuolenhaltigen Cylinderzellen mit Faserausläufern an der Basis umgestalten. An Querschnitten sowohl wie an Flächenpräparaten überzeugt man sich ferner von dem Vorhandensein von zarten Fasern, welche in der Tiefe des Epithels oberhalb der die Radiallamellen überkleidenden Längsmuskelzüge circulär verlaufen, indessen an vielen Stellen unterbrochen sind.

Die aufliegenden Ectodermzellen selbst scheinen keineswegs gleichartiger Natur. Ausser den Cnidoblasten, welche wiederum am distalen Tasterende reichlicher auftreten, finden wir grosse drüsenähnliche Schläuche mit blassen Körnern und einer festen,

¹⁾ Vergl. C. Claus, Neue Beobachtungen, pag. 8, Taf. 46, Fig. 5 und 7.

leicht ausfallenden Centralmasse, über deren Natur wir von der Untersuchung frischer ¹⁾ Physophoriden Aufschluss zu erwarten haben.

Am Stiele des Tasters sprosst bekanntlich, homolog dem Senkfaden des Polypen, ein verhältnissmässig schwächtiger und stets ungetheilter Fangfaden, der sich in dichten aber unregelmässigen Spiralwindungen zusammenziehen und wiederum zu einer ausserordentlichen Länge ausdehnen kann. Im Ectoderm dieses accessorischen Fadens, welcher niemals Nesselknöpfe erzeugt, treten wiederum die grossen, blasig aufgetriebenen Zellen auf, zwischen denen vornehmlich an einer Seite des Fadens eine Menge kleiner Cnidoblasten mit glänzenden, rundlichen Nesselkapseln gehäuft liegen. Die Stützlamelle in der Umgebung des Centralcanals bleibt verhältnissmässig einfach und nur an einer Seite derselben kommt eine mächtigere Längsfaserschicht zur Ausbildung. Der distale, stark verjüngte Endabschnitt vermag sich zu einem so dünnen, überaus langen Faden auszuziehen, dass die Elemente der Ectodermbekleidung wie grosse selbstständige Kugeln an der Oberfläche der engen cylindrischen Schnur hervorragen und die Längsmuskelfaserung nur mittelst starker Vergrösserung wahrnehmbar wird.

Die Geschlechtsmedusoiden.

Die männlichen und weiblichen Geschlechtsknospen erheben sich bei *Halistemma* in gleicher Weise wie bei den verwandten Agalmiden (*Agalmopsis*, *Forskalia*) am Tasterstiele und zwar unterhalb der Insertionsstelle des Fangfadens, während sie bei anderen Physophoriden, z. B. bei *Physophora*, an der ganzen Oberfläche einer besonderen lang ausgezogenen Tasterform oder wie bei *Physalia* am Stiele der tasterähnlichen Polypen, bei *Velella* und *Porpita* an der gesamten Oberfläche kleiner Polypen ihren Ursprung nehmen. Niemals sitzen die Gemmen dem Stamme direct auf, obgleich man leicht nach Lostrennung des Tasters zu dieser irrthümlichen Ansicht gelangen kann. Wo man bei verwandten Agalmiden die Sprossung der Geschlechtsträubchen am Stamme beschrieben findet, repräsentirt entweder der Stiel des Träubchens

¹⁾ Selbstverständlich reichen zwei in Osmium und Carmin behandelte, in Weingeist conservirte Exemplare für die Bestimmung der histologischen Details nicht aus: verschiedenartige Methoden der Behandlung, vor allem die durch Maceration erreichbare Isolirung der Elemente, sind zur Erforschung dieser interessanten Gewebe absolut nothwendig.

einen Taster, dessen Endabschnitt kurz und verkümmert bleibt, oder aber der Tasterschlauch hat sich vom Stiele gelöst und ist abgefallen.

Das erstere gilt auch für die Geschlechtsträubchen von *Apolemia*, der einzigen bislang als diöcisch bekannt gewordenen Physophoride. Auch hier sind beiderlei Träubchen lediglich an der Basis besonderer, freilich verkümmelter Taster befestigt.

Bei *Halistemma* sprossen männliche und weibliche Gemmen an jedem Taster nebeneinander, in Form zwei gesonderter, kurzgestielter Träubchen (Taf. II, Fig. 4. Der medusoide Bau verharrt in beiden Fällen morphologisch auf einer relativ niedrigen Stufe, die jedoch bei der weiblichen stets nur ein Ei umschliessenden Knospe durch das Auftreten des bekannten Netzes von Radiargefässen trotz der geringen Grösse eine vorgeschrittenere wird.

Die männlichen Medusoiden (Taf. II, Fig. 4 MG.) zeichnen sich stets durch mächtige rothbraune Pigmentramificationen aus, welche sich über die basale Hälfte des im ausgebildeten Zustand kuglig walzigen Körpers ausbreitet. Wie bei den verwandten Physophoriden trennen sich dieselben nach der Reife vom Stiele los und schwimmen mittelst der dichten oberflächlichen Wimperbekleidung eine Zeit lang frei umher, um endlich nach Berstung der Mantelhülle den Samenfäden des Kernes freien Austritt zu gestatten. Die Samenfäden (Taf. II, Fig. 15) bergen in dem rundlich elliptischen Kopf einen relativ grossen, aus dichterem Plasma gebildeten Körper, welcher wohl dem Kern der kleinen Geisselzelle entspricht.

Die weiblichen Gemmen (WG), deren Bau vornehmlich durch R. Leuckart eingehender dargestellt und richtig beurtheilt worden ist, bleiben, soweit ich beobachtet habe, stets pigmentlos. Der Mantel besitzt unterhalb des durch vortretende Kerne sofort bemerkbaren Epithels eine zarte Hyalinschicht, welche den ein einziges Ei enthaltenden Knospenkern umlagert. Im Umkreis desselben aber markirt sich an der Mantelschicht das zwar unregelmässige, aber immerhin sehr ausgebildete Gefässnetz mit Radiargefässen, die sich während des Verlaufes wiederum theilen können, und mit einem Ringgefäss (Taf. II, Fig. 13). Merkwürdiger Weise wird die Entodermbekleidung der Gefässwand von nur zwei Zellenreihen gebildet, welche durch Quellung besonders deutlich hervortreten und dann das Lumen verdrängen (Taf. II, Fig. 14).

Das relativ grosse Ei besitzt ein aus regelmässigen Kugeln gebildetes blasiges Protoplasma und ein grosses Keimbläschen mit

meist homogenem Kernkörper, dessen Centrum oft jedoch wiederum verflüssigt ist. In allen Gemmen liegt das Keimbläschen dem distalen Pole dicht an, um, wie aus Metschnikoff's Angaben mit hohem Grad von Wahrscheinlichkeit hervorgeht, zum grossen Theile ausgestossen zu werden. Im Gegensatz zu Gegenbaur und Haeckel, welche die Persistenz des Keimbläschens und dessen, der Dotterfurchung vorausgehende Theilung behauptet haben, können wir nicht nur im Anschluss an die neuerdings für zahlreiche Thiere bekannt gewordene Veränderung des Keimbläschens, sondern auch mit Bezugnahme auf P. E. Müller's an Siphonophoren-Eiern gemachten, freilich in ganz anderer Weise gedeuteten Beobachtungen behaupten, dass Metschnikoff vollkommen im Recht ist, wenn er die Ab- oder Anwesenheit des Keimbläschens im reifen Ei als ein Zeichen betrachtet, ob das Ei befruchtet worden ist oder nicht. Die linsenförmige Depression des membranösen Sacks von Hippopodius, welche P. E. Müller als „cour micropylenne“ bezeichnet, hat offenbar Beziehung nicht nur zum Vorgang der Befruchtung, sondern auch dem Schwunde, beziehungsweise dem Austritt von Theilen des Keimbläschens, und ich glaube kaum zu irren, wenn ich die von diesem genauen Beobachter für veränderte Samenkörper gehaltene Plasmabildungen, als ausgestossene Theile des befruchteten Eies (sog. „Richtungskörper“) betrachte, (siehe dessen Arbeit Taf. III, Fig. 5 und 6), während der in der Peripherie dargestellte „Spirebletten“¹⁾ der auf der Dotteroberfläche befindliche Keimbläschenrest, beziehungsweise der in der Bildung begriffene Furchungskern sein möchte. Offenbar hat aber P. E. Müller die Grenzen von Keimbläschen und Keimfleck nicht scharf gezogen und insbesondere den reichlich entwickelten Kernsaft des Keimbläschens für eine besondere Bildung im Dotter ausgegeben und nur den aus Kernsubstanz gebildeten centralen Körper, den sog. Keimfleck als Keimbläschen betrachtet.

Ob das den Knospenkern füllende Ei eine Ectoderm- oder Entodermbildung ist, wird sich am besten bei den Diphyiden entscheiden lassen, jedenfalls reichen die seitherigen Beobachtungen, selbst nicht die genauen Angaben von P. E. Müller über die Entstehungsweise der Geschlechtsproducte in den Gemmen von Siphonophoren zur Entscheidung dieser Frage nicht aus, weil sie

¹⁾ Vergl. insbesondere O. Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies, II. Morphol. Jahrbuch III, pag. 29, Taf. I, Fig. 6, Taf. III, Fig. 2.

den Gegensatz beiderlei Zeugungselemente zu wenig berücksichtigt und das erste Auftreten der beiderlei Keimzellen in der Knospenanlage nicht sichergestellt haben.

Ueber die Auffassung der Siphonophoren als polymorphe Hydroidstöcke.

Bekanntlich ist die vornehmlich durch R. Leuckart begründete Lehre vom Polymorphismus der Siphonophoren als frei beweglicher Hydroidstöcke mit musculösem Stamm und polymorphen, theils medusoiden, theils polypoiden Individuen in Deutschland längst zu allgemeiner Anerkennung gelangt, während in England die Auffassung Huxley's, welcher den complicirten Siphonophorenorganismus auf den Bau einer Scheibenqualle zurückzuführen sucht und die einzelnen Anhänge der Siphonophore als Organe einer Meduse, (die Schwimglocke als den Schirm, den Polyp als Mundstiel, die Senkfäden als Tentakel) deutet, die herrschende geblieben ist. Neuerdings haben sich auch P. E. Müller¹⁾, E. Metschnikoff²⁾ sehr entschieden zu Gunsten dieser letzteren Auffassung ausgesprochen und auf Grund der inzwischen näher bekannt gewordenen Entwicklungsgeschichte, die polymorphe Natur der Siphonophoren zu widerlegen versucht.

Beide Forscher gelangen, wie es scheint, von einander unabhängig, zu der Ueberzeugung, dass die *Eudoxia* einer Meduse homolog sei, deren differente Theile morphologisch vereinfacht und theilweise dislocirt, das heisst ihrer gegenseitigen Lage nach verschoben sind. Sie erkennen demgemäss in dem kappenförmigen Deckstück den Medusenschirm mit reducirtem Gefässapparat und Schwimmsack, in dem Polypen den Mund- oder Magenstiel, in dem Senkfaden mit seinen Nesselknöpfen einen erhaltenen und complicirter differenzirten Randtentakel, während sie freilich zugleich gezwungen sind, die Genitalschwimglocke als medusoiden Sprössling zu betrachten, der wie bei einer *Sarsia* oder *Lizza* am Mundstiel hervorwächst. Bei *Diplophysa* gewinnt sogar das freilich spät sprossende Deckstück die Glockenform des Medusenmantels, aber es bleibt, wie mit Recht bereits R. Leuckart hervorgehoben

¹⁾ P. E. Müller, Jagttageelser over nogle Siphonophorer. Kjobenhavn 1871. (Naturh. Tidsskrift.)

²⁾ Ich kenne den Inhalt der bezüglichen in russischer Sprache geschriebenen Arbeit nur aus Leuckart's Jahresberichten 1874 und aus der kurzen Bezugnahme in Metschnikoff's citirten Studien über die Entwicklung der Medusen und Polypen.

hat, die abnorme Verschiebung der Theile, das seitliche Lagenverhältniss von Schirm- und Magenrohr (Polyp), sowie die Dislocation des einzigen Randtentakels (*Hybocodon*) an die Magenrohrbasis zu erklären. Und so plausibel an sich diese Zurückführung der Eudoxie erscheint, sehen wir uns vergebens nach Medusen um, welche durch Zwischenglieder die Wahrscheinlichkeit einer solchen Dislocation insbesondere des Senkfadens unterstützten.

Indessen die Entwicklungsvorgänge des gesammten Siphonophorenenleibes und insbesondere die Art der Gliederung und des Wachstums der Physophoridenlarve scheint die Auffassung beider Autoren wesentlich zu unterstützen. Metschnikoff verwerthet in diesem Sinne auch die theils von seinen Vorgängern, theils von ihm selbst genauer erforschte Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren mit grossem Geschick, indem er in der sich differenzirenden Physophoridenlarve mit E. Haeckel den Magen und Schirm einer sich bilateral gestaltenden Meduse wieder erkennt. Der erstere wird durch den Polypen mit später hervorwachsendem Senkfaden, der letztere durch das kappenförmige Deckstück repräsentirt, (während bei *Halistemma* die Schwimglocke, bei *Stephanomia* (*Anthemodes*) die Luftflasche zuerst zur Erscheinung gelangt). Die Abweichungen bei *Agalmopsis*, *Crystallodes* und *Athorybia* würden bei primärer Sonderung eines Deckstücks in dem Auftreten eines sogenannten Dottersackes bestehen, aus dem sich erst später der Magen oder Polyp hervorbildet, und eine ähnliche Abweichung der Diphyiden (*Diphyes Epilalia*) auf die Entwicklungsweise von *Hippopodius* zurückzuführen sein, an deren Embryo sich zuerst eine Schwimglocke an der Seite des Dottersackes anlegt und der Fangfaden früher als der Magenschlauch gebildet wird.

Das — von der noch nicht erklärten Dislocation abgesehen — erste Hinderniss, welches der vollen Homologisirung der Physophora, *Athorybia* oder *Agalmalarve* mit einer jungen Craspedote im Wege steht, die Anwesenheit eines Luftapparats, wird von Metschnikoff durch die Annahme zu beseitigen gesucht, dass der einer umgestülpten Schwimglocke homologe Luftapparat, wie ihm die Entwicklung von *Stephanomia* zeige, der wahre primäre Stellvertreter des Medusenschirms sei, demnach das kappenförmige Deckstück das jenem homologe Organ nach Art eines Bicephalum wiederhole. Aber gerade die Tendenz zur Wiederholung gleichartiger Organe, welche Metschei-

nikoff gezwungen ist, dem Siphonophoren-Organismus beizulegen, führt ihn von seinem abweichenden Ausgangspunkt (Meduse) wieder auf die Theorie des Polymorphismus zurück, die er mit so grosser Bestimmtheit widerlegt zu haben glaubt. Denn in Wahrheit kommt bald ein zweites Deckstück, oder eine neue Schwimmglocke, ein zweiter, dritter Polyp oder Taster hinzu, und der Stiel des primären Magens oder Medusenmundstiels wird, ich will gern zugehen, einer *Sarsia prolifera* ähnlich, zu einer Art proliferirendem Stamm mit vielen Hunderten von Anhängen.

Hiermit aber ist ja zugleich die Auffassung der Siphonophore als eine Vielheit sich wiederholender Medusentheile, beziehungsweise reducirter Medusen mit besonderen Functionen ausgesprochen und die Lehre von Polymorphismus und Arbeitstheilung vollkommen bestätigt: denn wenn die in Vergleich gestellten Gemmen am Magenstiel der *Sarsia* zu neuen Medusen sich gestalten, morphologisch also Anlagen von Individuen sind, so gilt Gleiches auch für die sprossenden Siphonophorenanhänge, mögen diese nun als Genitalschwimmglocken die volle Medusenform zum Ausdruck bringen oder als Taster und Polyp (Magenschlauch), beziehungsweise als Schwimmglocke und Deckstück lediglich Theile von Medusen, das heisst reducirte Medusen wiederholen und demgemäss nur Theilfunctionen der Arbeit zu besorgen im Stande sein. Der Unterschied von Leuckart's Deutung des Siphonophorenleibes als eines polymorphen freibeweglichen Hydroidenstockes betrifft also im Grunde lediglich die Ausgangsform, die Leuckart bei dem damaligen Stande der Entwicklungslehre in der als isolirter Magenschlauch die Colonie begründenden Larve zu erkennen glaubte, während dieselbe nach den neueren entwicklungsgeschichtlichen Erfahrungen durch die Theile einer Meduse repräsentirt zu sein scheint. Ich sage nachdrücklich: scheint, weil gerade die von Metschnikoff als Primärform gewählte polypenförmige *Stephanomalarve*, an deren Apicalpole die Anlage des Luftsackes als innere Ectodermknospe morphologisch den Medusenschirm repräsentiren soll, die Deutung dieser Knospe als medusoide Gemme mit gleichem Rechte zulässt und dann zumal bei der lang gestreckten schlauchförmigen Gestalt des Larvenleibes, die Ausgangsform Leuckart's des polypoiden Larvenstadiums, dem gleich, welches wir so regelmässig bei den Hydroidstöcken¹⁾ beobachten, erst recht plausibel

¹⁾ Vergleiche die Darstellungen und Abbildungen von Allman, L. Agassiz, Van Beneden u. a.

machen würde. Auch hier bilden sich an dem inzwischen befestigten Apicalende Knospen, die freilich nicht einwärts, sondern nach aussen wuchern und zur Entstehung von Stolonen, beziehungsweise von neuen Individuen Anlass geben. Dazu kommt, dass sich Leuckart mit vollem Recht auf den ausgeprägten Polymorphismus der Hydactinien berufen kann, deren fest sitzende, flächenhaft ausgebreitete Stücke ausser den Nährpolypen Polypen mit Gruppen von Geschlechtsgemmen (vergl. *Physalia*), ferner tentakelförmige Spiralzoids und skeletbildende Individuen (*Podocoryne*) hervorbringt, von denen sich diese wenigstens physiologisch den Deckstücken, jene aber sogar morphologisch den Tastern an die Seite stellen lassen. Endlich gestattet die zerstreute Anordnung, welche die Fangarme am Polypenleib z. B. der Claviden erfahren, das Verhalten des Siphonophorenpolypen mit seinem einzigen, Seitenzweige treibenden Senkfaden als extreme Modification abzuleiten, während wir von der Meduse aus nicht recht verstehen, wie der Randtentakel des reducirten Schirms, mag dieser durch die Luftkammeranlage oder durch das kappenförmige Deckstück repräsentirt sein, an die Basis des Magenschlauchs kommt. Wäre aber auch wirklich, wofür vielleicht die Ergebnisse späterer Untersuchungen entscheidende ¹⁾ Anhaltspunkte liefern werden, die morphologische höhere Hydroidform, die Meduse, phylogenetisch der Ausgang für die Entstehung der Siphonophore (E. Haeckel), so wäre doch, wie die vorausgeschickten Betrachtungen dargethan haben, hiermit der Polymorphismus unserer nunmehr als „Röhrenquallen“ zu bezeichnenden Organismen, welche den Charakter von „Hydroidstücken“ gewinnen, nicht im entferntesten widerlegt; vielmehr würden die Anhänger derselben nach wie vor, je nachdem sie den Magenstiel (Polypiten) oder den Medusenschirm, beziehungsweise beide Abschnitte in vereinfachter Form (Geschlechtsgemmen) wiederholen, morphologisch als polypoide oder medusoide Individuen im Sinne Leuckart's zu bezeichnen sein. Da wir uns aber bereits oben klar gemacht haben, dass Polyp und Meduse im Grunde ein und dasselbe (*Actinula*) sind, so würde der in beiden Auffassungen ausgesprochene Unterschied nur noch für die phylogenetische Zurückführung der Siphonophore bedeutungsvoll bleiben.

¹⁾ Für die Gleichstellung des rudimentären Mantelcanals im Deckstück der *Physophora*-Larve mit dem Stielcanal einer aufgeammtten Meduse (E. Haeckel) ist keineswegs der Beweis geliefert; dieselbe ist vielmehr lediglich Vermuthung.

Uebrigens ergibt sich zugleich, was in ähnlicher Weise auch aus der Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Cestoden¹⁾ abgeleitet werden kann, dass die Begriffe von Individuum und Thierstock bei niederen Organismen keineswegs etwa im Sinne von „Person“ und „Cormos“ Haeckel's morphologisch scharf begrenzt einander gegenüberstehen, sondern in gleicher Weise wie die von Organ und Individuum nur als Verhältnissbegriffe betrachtet werden müssen und je nach dem Vergleichsobjecte eine wechselnde Anwendung gestatten. Daher kann auch Leuckart's Kriterium, welches die Individualität sämtlicher Siphonophorenanhänge beweisen soll, die gleichartige Beschaffenheit im Knospenzustand in diesem Sinne nicht im entferntesten verworthen werden. Auch der sprossende Randfaden am Medasenschirme, der Tentakel einer *Scyphistoma* oder eines beliebigen Polypen würde damit als Individuum erwiesen sein. Dieser allerdings unverkennbare Widerspruch, der aber mit der Auffassung von Individuum und Stock als Verhältnissbegriffe sofort hinwegfällt, scheint für Metschnikoff vornehmlich Anlass gewesen zu sein, gegen die Polymorphismustheorie aufzutreten und sozusagen das Kind mit dem Bade auszuschütten.

Wien, am 30. December 1877.

¹⁾ Vergl. C. Claus, Lehrbuch der Zoologie, 3. Auflage, pag. 313.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. I.

Fig. 1. *Halistemma tergestinum* (*pictum* ?) von der vordern Fläche der Schwimglockenreihe betrachtet, nach Entfernung des unteren grösseren Stammabschnittes, etwa 4mal vergrössert.

Fig. 2. Schwimmsäule in seitlicher Lage der beiden Schwimglockenreihen, etwas stärker vergrössert.

Fig. 3. Schwimglocke circa 10fach vergrössert von der Rückenfläche betrachtet. Of. Obere Flächenwölbung der Gallerts substanz. OMg. Oberes Mantelgefäss. UMG. Unteres Mantelgefäss.

Fig. 4. Dieselbe von der Ventralfläche. Sk. Seitenkante. Vk.¹ Obere Ventral-kante. Vk.² Aeusserere Ventral-kante. GM. Glockenmündung mit dem Velum. Sk. Seitenkante.

Fig. 5 und 5'. Dieselbe in seitlicher Ansicht. Kf. Keilfortsatz der linken Seite.

Fig. 6. Das Gefässsystem der Schwimglocke stärker vergrössert. S Sg. Seitliches Schwimmsackgefäss, das Ohr des Schwimmsacks umziehend. USg. Unteres oder kurzes Schwimmsackgefäss der Dorsalfläche. OSg. Oberes oder langes Schwimmsackgefäss der Dorsal- und Ventralfläche. OMg. und UMG. die beiden Mantelgefässe. Z. die Seitenzapfen des Velums.

Fig. 7. Eine junge $\frac{1}{2}$ Mm. breite Schwimglocke unter Loupenvergrösserung mit den kantigen von Ektodermwülsten bekleideten Vorsprüngen der Mantelsubstanz.

Fig. 8. Die oberen Schwimglockenknospen an dem Vegetationspunkt der Schwimmsäule. Kk. Knospenkern, Ekd. Ektoderm, End. Endoderm, circa 300fach vergrössert.

Fig. 9. Eine weiter vorgeschrittene Schwimglocke mit bereits sich aushöh-lendem Knospenkern und beginnender Obliteration des ursprünglich becherförmigen Gefässraumes. GR.

Fig. 10. Optischer Querschnitt desselben. Rg. Radiärgefäss, Gp. 2schichtige Gefässplatte.

Fig. 11. Derselbe an einer etwas weiter vorgeschrittenen Schwimglocke, mit Aushöhlung des Knospenkerns, der Anlage des Schwimmsacks (Epithel und Muskelschicht).

Fig. 12. Querschnitt durch eine Schwimglockenknospe von *Physophora hydrostatica*. Kk. Knospenkern, Mg. Anlage des Mantels. St. L. Stützlamelle des spätern Schwimmsacks. Hartn. V. Oc. 3 eingezogenes Tubus.

Fig. 13. Gewebspartie in der Umgebung eines Radialgefässes im Querschnitt der Schwimglocke. Mg. Mantelanlage. St. L. Stützlamelle des Schwimmsacks. Kk. Knospenkern, Gp. Gefässplatte, Ekd. Ektodermblatt. Hartn. VIII. Oc. 3. e. T.

Fig. 14. Querschnitt einer weiter vorgeschrittenen und stark abgeflachten Schwimmglockenknospe mit ausgeprägter Bilateralsymmetrie. SG. Seitengefässe. Gp. Gefässplatte. Knk. das zusammengepresste Schwimmsackblatt. Hartn. V. Oc. 3 e. T.

Fig. 15. Querschnitt einer etwas weiter entwickelten Schwimmglocke in der Umgebung eines Radialgefässes. Figurenbezeichnung wie oben Hartn. V. Oc. 3.

Fig. 16. Schwimmsackepithel mit tiefen Ringmuskelfasern a, von einer jüngeren; b, von einer älteren Schwimmglocke mit 2kernigen Zellen, Hartn. Syst. VIII, Oc. 3.

Fig. 17. Optischer Querschnitt aus einer ältern Schwimmglocke R. Mf. Radiäre Muskelfasern. Hartn. Syst. VII, Ocu. 3.

Fig. 18. Pigmentzellen von der Tasterbasis.

Taf. II.

Fig. 1. Junges Deckstück von Halistemma mit dem Epithel des Centralgefässes und den drei Gruppen von Nessel-Organen an der oberen Fläche längs zweier medianwärts zusammenlaufender Kanten (circa 200mal vergrössert).

Fig. 2. Eine andere Form von Deckstücken mit drei zipfelförmigen Ausläufern (circa 40mal vergrössert).

Fig. 3. Aelteres Deckstück der ersten Form (circa 100mal vergrössert).

Fig. 4. Taster mit Deckstück, Senkfaden und Genitaltrübechen, etwa 90fach vergrössert. Sta. Stamm. L. St. Lamellöser Stiel des Deckstücks mit dem Stielgefäss, welches unter einem schiefen Winkel in den Centralcanal des Deckstücks einmündet. T. Taster mit einer Fettkugel in dem pigmentirten Basalabschnitt. Sf. Senkfaden desselben. WG. Weibliche Geschlechtsgemmen. MG. Reife männliche Geschlechtsgemme.

Fig. 4'. Entodermzellen des Tasters mit gelblich tingirten krystallinischen Ablagerungen in Protoplasma.

Fig. 5. Polyp in ziemlich contrahirtem Zustand, mit geschlossenem Rüssel. R. St. Stiel desselben mit Wimperwulst Ww. und Knospengruppe für Senkfaden und Nesselknöpfe. Nkn. Va. Vacuolen in den Zellen des Magenabschnittes. W. Wulstige Verdickung des Ektoderms der Magenbasis, mit eingelagerten Nesselkapseln. Im Rüssel und Magen sieht man die Längswülste des Ektoderms in Folge der Contraction zum Theil zickzackförmig ineinandergeschoben.

Fig. 6. Junge Nesselknöpfe, circa 100fach vergrössert, in verschiedenen Entwicklungsstadien. a. Schlauchförmige Knospe mit abgesetztem Endtheil als Anlage des Endfadens. Man sieht beide Zellenblätter und den Centralcanal. b. Dieselbe vorgeschritten mit 3 Abschnitten (Stiel mit beginnender Ektodermwulst zur Bildung des Involucrums, Nesselstrang und Endfaden). c. Der junge Nesselknopf. Am Ende des Stieles St. tritt das Involucrum In. als flache ringförmige Erhebung hervor. Der Nesselstrang bildet bereits $1\frac{1}{2}$ bis 2 Spiralwindungen und bildet die Nesselkapseln aus; der Endfaden, Endf., ist in 5 bis 6 engen Spiralwindungen zusammengelegt. Man verfolgt den Centralcanal in ganzer Länge durch den Nesselknopf.

Fig. 7. Ausgebildeter Nesselknopf mit glockenförmigem Involucrum Agb. Angelband.

Fig. 8. Derselbe viel stärker vergrössert. NSt. Nesselstrang. Derselbe ist stark in die Länge gezogen und tritt fast ganz aus dem Involucrum heraus. Man sieht an der Axe desselben das doppelte Angelband und den Achsen canal Axc. b. Anfangsstück des Angelbandes in circa $1\frac{1}{2}$ bis 2 Spiralen im Umkreis des Achsen-

canals gewunden. Endf. Endfaden. Derselbe ist in einen sehr langen Faden ausgezogen mit zickzackförmig gestellten Doppelgruppen langer und rundlicher Nesselkapseln. Hartn. VII. Oc. 3.

Fig. 9. Querschnitt durch den Hauptstamm des Senkfadens von *Halistemma*. Man sieht die Radialblätter der Stützlamelle von den querdurchgeschnittenen Längsmuskelfasern L.M. umlagert, das Ektoderm und Entoderm mit dem Centralcanal. Hartn. VIII. Oc. 3.

Fig. 10. Nesselzellen des Nesselknopfes. a. Grosse ovale Nesselkapsel mit Deckel und Sprengapparat, bestehend aus einer zartgestreiften Plasmakugel anstatt des Cnidocils und eines peripherischen erhärteten Plasmamantels. b. Stabförmige Nesselkapseln mit Cnidocil und deckelartiger Plasmaplatte der Nesselzelle. (Wabenartige Gebilde in der Peripherie des Nesselstranges.) c. Birnförmige Nesselzelle mit Kern und Cnidocil. Hartn. VIII. Oc. 3.

Fig. 11. Cnidoblasten mit stiel förmig verlängerter Basis (Stützfaser) von *Porpita*.

Fig. 12. Zellennetz vom Involnerrum des Nesselknopfes der *Halistemma* mit kleinen zwischengelagerten Cnidoblasten bei oberflächlicher Einstellung. Hartn. IX. Oc. 3.

Fig. 13. Weibliche Medusoide mit dem peripherischen Gefässnetz des Mantels und dem blasigen Plasma des grossen, den Knospenkern ausfüllenden Eies. Hartn. VIII. Oc. 3.

Fig. 14. Dasselbe nach Einwirkung von Wasser im optischen Querschnitt. Man sieht die Ektodermzellen des Mantels und die beiden aufgequollenen Zellen der Mantelgefässe, dessen Lumen von denselben vollkommen erfüllt wird. Im Protoplasma des Eies liegt das grosse Keimbläschen mit dem Keimleck, der wieder ein flüssiges Centrum enthält.

Fig. 15. Samenfäden. Hartn. VIII. Ocul. 3.

Taf. III.

Fig. 1. Sackförmiger Stamm von *Physophora hydrostatica* von der oberen Fläche, nach abgeschnittener Schwimmsäule, unter starker Loupenvergrösserung. Man beobachtet 21 Felder, in deren Mitte T'A. die Tentakeln des äusseren oberen Kreises aufassen. Die Zahlenfolge entspricht dem Altersverhältniss in der Art, dass mit 1 der älteste zuerst gebildete, mit 21 der jüngste dem Vegetationspunkt am meisten genäherte Tentakel bezeichnet ist. Zwischen Feld 6 und 7 schiebt sich ein alternirendes Feld der zweiten Reihe ein.

Fig. 2. Derselbe von der unteren Fläche betrachtet, mit den unteren Abschnitten der oberen Felderreihe und den kleinen alternirenden Feldchen der zweiten Reihe für die unteren Tentakeln. Diese sind im vorliegenden Falle sehr klein geblieben, wie die winzigen Ansätze zeigen (T'A) und nur 2 oder 3 Felder derselben sind völlig ungrenzt. Man sieht sodann die Ansätze der Polypen (P A), von denen nur die jüngstgebildeten P. am Stamme erhalten sind und die Genitaltentakeln mit den männlichen MG. und weiblichen WG. Geschlechtsträuben.

Fig. 3. Schwimmsäule und Stamm eines zweiten Exemplares von *Physophora hydrostatica* von der oberen Fläche, mit geringerer Felderzahl des oberen Kreises, aber vollkommener entwickelten Feldern der untern Reihe und entsprechend grösseren Tentakeln.

Fig. 4. Dieselbe von der unteren Fläche, an welcher die grossen Felder der zweiten Reihe (von 6'—14') mit den Ansätzen der entsprechenden unteren Tentakeln

hervortreten. Die Geschlechtsträubchen sind nur an der einen Seite ausgeführt, an der anderen ihrer Ansatzstelle nach (GA') bezeichnet.

Fig. 5. Körnchenzellen von der oberen Fläche des sackförmigen Stammes ausserhalb der Felder. Man sieht grosse polygonale Zellen mit grossen Kernen und groben Körnern des Protoplasmas, dazwischen Unidoblasten. (Nach Hämatoxylinfärbung) Hartn. Syst. VIII. Oc. 3. e. T.

Fig. 6. Ringmuskelfasern mit aufgelagertem Entodermepithel der Luftkammerwand. Die grossen Kerne der meist undeutlich begrenzten Zellen mit ein oder zwei von hellem Hof umgebenden Kernkörpern. Hartn. Syst. VIII. Oc. 3.

Fig. 7. Ektodermale Schicht der Pneumatophorenwand von *Physophora* Osmium-Carminpräparat später mit Hämatoxylin tingirt. Hartn. Syst. VIII. Oc. 3. Mf. Tiefe Längsmuskelfaserlage. Kz. schlauchförmige Körnerzellen. (Vgl. Taf. III, Fig. 5.) Ml. pozygonale Zellen (Myoblasten) mit grossem Kern und von hellem Hof umlagerten Kernkörpern. Z. Zellen mit dunkler gefärbtem Kern und spärlichem Protoplasma, welches fadenförmige Ausläufer entsendet. L. Scharfbegrenzte Lücken, zum Theil Vacuolen grosser Zellen, theilweise wohl auch ausgefallenen Nesselkapseln entsprechend.

Taf. IV.

Fig. 1. Querschnitt durch den Randtentakel von *Carmarina*. Ekt. Ektoderm mit den langen Nesselkapseln in der Aussenschicht. L. Mf. Querdurchschnitte der Längsmuskelfasern im Umkreis der Radiärblätter. R. L. St. L. Stützlamelle. Ent. hohes Entodermepithel im Umkreis des centralen Canals. Hartn. Syst. V. Oc. 3.

Fig. 2. Querschnitt durch die Schwimmsäule von *Physophora* mit Entodermepithel, ringförmig gefaseter Stützlamelle und deren hohen Radialblättern nebst Längsmuskelfasern und Ektoderm. Ge. Gefässcanäle des krausenförmigen Wulstes, KrW. der Ventralseite, an welchem die Schwimmglockenstiele entspringen.

Fig. 3. Ein Stück des Querschnittes stärker vergrössert. L. Stützlamelle mit den mehrfach getheilten Radialblättern. R. L. L. Mf. Längsmuskelfasern. R. Mf. Ringmuskelfasern des Ektoderms. Sp. R. Künstlich entstandener Spaltenraum. Ueberosmium-Carminpräparat nach Erhärtung in absolutem Alkohol dargestellt. Hartn. Syst. V. Oc. 3. St.

Fig. 4. Querschnitt durch den Stamm von *Agalmopsis Sarsii* schwach vergrössert.

Fig. 5. Ein Stück eines Querschnittes vom Stamme des *Halistemma tergestinum*. Buchstabenbezeichnung wie in Fig. 3. Hartn. Syst. V. Ocul. 3.

Fig. 6. Stück eines Querschnitts vom Senkfraden der *Physophora* mit den symmetrisch getheilten Radialblättern der aufgetriebenen Seite. Hartn. Syst. V. Oc. 3.

Fig. 7. Querschnitt des Stieles eines Nesselknopfes von *Physophora*. Hartn. Syst. VII. Oc. 3. eing. T.

Fig. 8. Querschnitt durch einen Polypen von *Halistemma tergestinum*. Ekt. Ektoderm. St. L. Stützlamelle. Ent. w. Entodermwulst. Hartn. Syst. V. Oc. 3.

Fig. 9. Ein Stück der Polypenwand stärker vergrössert, um die Wülste des Entoderms zu zeigen. L. Mf. Längsmuskelfasern des Ektoderms. St. L. Stützlamelle. Man sieht, dass die Längswülste lediglich aus Entodermzellen ohne besondere Stützblätter bestehen.

Taf. V.

Fig. 1. Längsmuskelbänder von *Forskalia contorta*. Hartn. Syst. VII. Oc. 3.

Fig. 2. Längsfaserschicht in der Tiefe des flachen Ektodermepithels innerhalb der Felder am sackförmigen Stamme von *Physophora*. Hartn. Syst. VIII. Ocul. 3. e. T.

Fig. 3. Ringmuskelfasern mit grosskernigem Epithel des Entoderms an der Innenfläche des sackförmigen Stammes von *Physophora*. Nach Hämatoxylinfärbung. An zwei Stellen sind die Kerne ausgefallen. Hartn. Syst. VIII. Oc. 3. e. T.

Fig. 4. Ektodermsschicht vom äussern Rande eines Feldes am sackförmigen Stamme von *Physophora*. Ekt. Körnerzellen des Ektoderms. Fa. Muskelfasern in der Tiefe des Ektoderms. Nk. Grosse Nesselkapseln unter den Körnerzellen. L. Leistenförmiger Vorsprung der Stützlamelle, die Umrahmung des Feldes bildend. Hartn. Syst. VII. Oc. 3. e. T.

Fig. 5. Dieselbe ohne Nesselkapseln bei tiefer Einstellung.

Fig. 6. Die intermediäre Rinne zwischen zwei Feldern. F. Z. Zellbekleidung und am Rande eines Feldes. L. Leistenförmige Erhebung der Stützlamelle. (Siehe Fig. 4.) Ekt. Z. hohe Ektodermzellen an der Aussenseite derselben, kantig nach der Rinne des Streifens vorstehend. Fa. Fasern mit eigenthümlichen Spindelzellen.

Fig. 7. Stück eines Querschnittes aus der Wand eines Tentakels von *Physophora*. Ekt. Hoher Belag von cylindrischen vacuolenhaltigen Ektodermzellen mit sehr spärlich eingelagerten Cnidoblasten und einer tiefen Lage von zarten Ringfasern. L. Mf. Längsmuskelfasern im Umkreis der Radialblätter der Stützlamelle. R. Mf. Zarte Schicht von Ringmuskelfasern an der Innenseite derselben mit den Entodermzellen. Hartn. VIII. Oc. 3. e. T.

Fig. 8. Vacuolenhaltige Entodermzellen mit je 2 Kernen aus einem Tentakel von *Halistemma*. Hartn. Syst. VIII. Oc. 3.

Fig. 9. Körnerhaltige Entodermzellen aus einem tentakelähnlichen Polypen von *Physalia*.

Fig. 10. Ein Gastraltilament aus dem gleichen Polypen, schwach vergrössert.

§ Fig. 11. Dasselbe im optischen Querschnitt des freien Endtheils. Die hohen Kegelzellen sind bewimpert und enthalten bräunliche Körnerhaufen, welche den Kern verdecken. Hartn. Syst. VIII. Oc. 3.

Beiträge zur Kenntniss der männlichen Geschlechtsorgane der Dekapoden

nebst

vergleichenden Bemerkungen über die der übrigen
Thoracostraken

von

Dr. C. Grobben,

Assistent am zoolog.-vergl.-anat. Institut der Universität Wien.

Mit Tafel I—VI.

Vorliegende Untersuchung wurde an der k. k. zoologischen Station zu Triest zu Ostern 1876 begonnen, nach längerer Unterbrechung bei einem zweiten Besuche daselbst im Herbste 1877 fortgesetzt und sodann in Wien, im zoologisch-vergleichend-anatomischen Institute vollendet. Zu diesem Zwecke erhielt ich lebendes Material aus Triest nach Wien zugesandt, und fühle ich mich vor Allem verpflichtet, meinem hochgeehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. C. Claus meinen tiefgefühltesten Dank auszusprechen, nicht nur für die Verleihung des Triester Arbeitsplatzes und die Zusendung von lebendem Material, sondern auch für die Liberalität, mit welcher Herr Prof. Claus mir Werke seiner Bibliothek zur Verfügung stellte.

Grossen Dank zolle ich auch dem Inspector der Triester zoologischen Station, Herrn Dr. Ed. Graeffe, der mich bei meinem Aufenthalte in Triest besonders beim Bestimmen der Crustaceen freundlichst unterstützte.

Endlich muss ich Herrn Dr. Spengel in Neapel für die freundliche Zusendung von conservirten Galatheen öffentlich meinen Dank sagen.

Einleitung.

Im Vergleiche zu anderen Organsystemen, von denen in erster Linie die Extremitäten zu nennen sind, wurden bei den höheren Crustaceen die männlichen Geschlechtsorgane bis jetzt keiner eingehenden Untersuchung gewürdigt. Wenngleich die Zahl der Angaben, welche bisher über diesen Gegenstand gemacht wurden, nicht unbedeutend ist, so betreffen diese doch meist die äussere Gestalt und den gröberen anatomischen Bau des Hodens und seiner ausführenden Theile. Nur in seltenen Fällen wurde auch das Mikroskop bei der Untersuchung herangezogen, hauptsächlich zur Erforschung der so merkwürdig gestalteten Spermatozoen und der Spermatophoren. Es ist daher für die mikroskopische Untersuchung dieser Organe ein weites Arbeitsfeld offen geblieben und selbst in den Angaben über den grob-anatomischen Bau sind so bedeutende Lücken gelassen, dass es geradezu unmöglich war, einen einheitlichen Bau dieser Organe innerhalb der verschiedenen Gruppen zu erkennen, und dass eine eingehendere Vergleichung derselben nicht einmal zwischen Macruren und Brachyuren, geschweige den übrigen Gruppen der Thoracostraken, den Schizopoden und Stomatopoden durchgeführt werden konnte.¹⁾

Die ersten Angaben über die männlichen Zeugungstheile der Decapoden stammen von dem umsichtigen Naturforscher des Alterthums, von Aristoteles²⁾. Allerdings sah Aristoteles bei der Languste nur die Vasa deferentia; er fasste dieselben jedoch, obwohl er erkannte, dass sie nur dem männlichen Geschlechte eigen seien, nicht als Geschlechtsorgane auf, sondern nahm für diese einen Canal, welcher von der Brust herkommt und mit gelblicher Flüssigkeit erfüllt ist, — nach der Ansicht Cavolini's ist es die Ganglienkeite; es könnte aber auch die Arteria abdominalis inferior sein, — in Anspruch.

Seit Aristoteles wurden keine weiteren Untersuchungen über die männlichen Generationsorgane der Dekapoden bis um die Mitte des vorigen Jahrhunderts gemacht, wo Portius³⁾ und

¹⁾ Die gleichfalls zu den Thoracostraken zu rechnenden Cumaceen, müssen bei dieser Untersuchung ausser Betracht kommen, da ich keine Gelegenheit hatte, dieselben lebend zu untersuchen.

²⁾ Aristoteles' Thierkunde, übers. von Aubert und Wimmer. Leipzig 1868. IV. B., Cap. 2.

³⁾ Ephemerid. Nat. cur. Dec. II. Ann. 6. p. 48

Rösel von Rosenhof¹⁾ die männlichen Geschlechtsorgane des Flusskrebse untersucht, Lorenzini²⁾ von Scyllarus und Homarus, Swammerdam³⁾ von Pagurus, Cavolini⁴⁾ bei einer Anzahl von Brachyuren und Macruren die Zeugungstheile beschrieben und abbildeten. Doch haben die drei letztgenannten Forscher auch bloss die viel auffälligeren Ausführungsgänge der Hoden für diese selbst angesehen, welche in Folge ihrer geringen Consistenz und wenig auffallenden Färbung der Beobachtung entgingen.

Erst Milne Edwards⁵⁾ hat von einer Anzahl Dekapoden, Brachyuren sowohl als Macruren den Hoden beschrieben und später⁶⁾ auch einige Abbildungen von den männlichen Geschlechtsorganen gegeben, die bis jetzt am besten Aussehen und Lage dieser Organe wiedergaben.

Theils noch vor den ersten Angaben Milne Edwards, theils nach denselben wurden noch von anderer Seite Abbildungen und Beschreibungen von den männlichen Geschlechtsorganen der Dekapoden veröffentlicht. H. Rathke⁷⁾ erkannte die Zusammensetzung des Hodens von Astacus aus Bläschen, die einem verzweigten Systeme von Ausführungsgängen aufsitzen: Delle Chiaje⁸⁾ bildete das Vas deferens (unbekannt, ob nicht als Hoden gedeutet) von Scyllarus, und den Hoden von Pagurus ab, von Siebold⁹⁾ gab eine gute Beschreibung der inneren Geschlechtstheile des männlichen Paguristes.

Erst durch die Entdeckung der eigenthümlichen Samenkörperchen von Astacus durch Henle¹⁰⁾ und von Siebold¹¹⁾ wurden die Dekapoden wieder das Feld einer genaueren Unter-

¹⁾ Insecten-Belustigung, 3. Bl. 1755, p. 311.

²⁾ Osservazioni intorno alle Torpedini.

³⁾ Bibel der Natur, 1752, p. 84.

⁴⁾ Abhandlung über die Erzeugung der Fische und Krebse. Berlin 1792. p. 144 u. f.

⁵⁾ Histoire nat. des Crustacés. T. 1. Paris 1834, p. 165 u. f.

⁶⁾ Règne animal de Cuvier. Crustacés. Atlas.

⁷⁾ Bildung und Entwicklung des Flusskrebse. Leipzig 1829, p. 4.

⁸⁾ Descrizione e notomia degli animali invertebrati della Sicilia citiere.

⁹⁾ Bericht über die Leistungen im Gebiete der Anatomie und Physiologie der wirbellosen Thiere in dem Jahre 1841. Müller's Arch. 1842, p. CXXXVI. Anmk.

¹⁰⁾ Ueber die Gattung Branchiobdella und über die Deutung der inneren Geschlechtstheile bei den Anneliden und hermaphroditischen Schnecken. Müller's Archiv 1835, p. 603.

¹¹⁾ Ueber die Spermatozoen der Crustaceen, Insecten, Gasteropoden und einiger anderer wirbelloser Thiere. Müller's Arch. 1836, p. 26.

suchung. Es ist das Verdienst Kölliker's ¹⁾, uns in zwei auch sonst für die Erkenntniss des Wesens und der Bedeutung der Samenkörperchen wichtigen Arbeiten zuerst mit der grossen Mannigfaltigkeit der von ihm als „Strahlencellen“ bezeichneten Spermatozoen der Dekapoden bekanntgemacht zu haben. Kölliker entdeckte auch die Spermatophoren der Dekapoden.

Nach Kölliker wurden von einer grösseren Anzahl von Forschern diese Verhältnisse wieder untersucht, doch mit wenigen Ausnahmen die betreffenden Fragen nicht wesentlich gefördert. Immer blieb die von Kölliker angeregte Frage, ob wir in den Strahlencellen der Dekapoden die Samenkörperchen selbst, oder nur Entwicklungszustände dieser vor uns haben, unentschieden, wenngleich einige Forscher, vor Allem R. Leuckart ²⁾, sich für die Strahlencellen als die reifen Samenkörperchen aussprachen.

Die histologische Untersuchung der männlichen Geschlechtsorgane ist erst in letzterer Zeit von Lemoine ³⁾ vorgenommen worden.

Die über diesen Gegenstand handelnde Arbeit, welche ein kleines Capitel einer umfangreichen Untersuchung über das Nervensystem, die Musculatur und Drüsen von *Astacus* bildet, hat jedoch unsere Kenntniss von dem feineren Bau des Hodens nicht wesentlich erweitert. Lemoine erkannte wohl Zellen, nirgend aber ein Epithel, und entwickelte manche merkwürdige, einer jeden Stütze entbehrende Vermuthungen, die später noch gelegentlich erwähnt werden sollen.

Endlich ist im Jahre 1875 eine umfangreiche Untersuchung über die männlichen Geschlechtsorgane der Dekapoden erschienen, die Brocchi ⁴⁾ zum Verfasser hat. Brocchi gelangte unter Anderem in Betreff der inneren Geschlechtsorgane zu dem auffallenden Resultate, dass sich wenigstens bei einigen *Macruren* die Spermatozoen nicht nur im Hoden, sondern selbst im

¹⁾ Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Thiere, nebst einem Versuch über das Wesen und die Bedeutung der sog. Samenthiere, Berlin 1841. — Die Bildung der Samenfäden in Bläschen als allgemeines Entwicklungsgesetz. Neue Denkschriften d. allg. Schweiz. Gesellsch. für die gesammte Naturwiss. Bd. VIII, 1847.

²⁾ Artikel „Zeugung“ in Wagner's Handwörterbuch der Physiologie, Bd. IV.

³⁾ Recherches pour servir à l'histoire des Systèmes nerveux, musculaire et glandulaire de l'Ecrevisse. Ann. d. sciences nat. 5. sér. t. 9 und 10, 1868.

⁴⁾ Recherches sur les organes génitaux, mâles des Crustacés Decapodes. Ann. d. sciences nat. 6. sér. t. 2. Paris 1875.

Vas deferens und im Ductus ejaculatorius entwickeln. Was Brocchi in Betreff der äusseren Genitalorgane, auf die der genannte Verfasser sein Hauptaugenmerk richtete, sagt, ist theilweise unvollständig. Immerhin bietet seine Arbeit eine Fülle von Beschreibungen der umgebildeten Abdominalfüsse des Männchens, auch vieler seltenen Dekapoden, die zu der bereits bekannten Thatsache führte, dass die umgebildeten Beine des Männchens in jeder Art verschieden gestaltet sind, also (wenigstens bei den Brachyuren) eine wichtige Rolle für die Artbestimmung spielen sollen.

Ogleich ich mir vorgenommen hatte, die mir gestellten Fragen möglichst ausführlich zu beantworten, haben sich doch während der Untersuchung noch weitere Gesichtspunkte ergeben, die nicht genügend geklärt und gestützt werden konnten. Auch die Schwierigkeit, ja die Unmöglichkeit, mir viele wichtige Formen der Dekapoden lebend verschaffen zu können, hat verschuldet, dass manche Frage nur unvollständig beantwortet werden konnte. Endlich konnte ich mir nicht die gesammte Literatur beschaffen.¹⁾

Ich werde in Folgendem zuerst die inneren Geschlechtsorgane und ihre Producte, und sodann die äusseren Geschlechtscharaktere des Männchens besprechen. Am Schlusse füge ich

¹⁾ In der vorliegenden Arbeit konnten zu meinem grössten Bedauern mehrere über unseren Gegenstand handelnde Arbeiten nicht berücksichtigt werden, da ich nicht Gelegenheit hatte, in dieselben Einsicht zu nehmen. Möglicherweise ist daher mancher Fund hier als neu aufgeführt, der vielleicht schon einmal gemacht worden war. Die Arbeiten, die wegen Unbekanntschaft mit denselben hier nicht weiter berücksichtigt werden konnten, sind:

Geveke. De Cancri Astaci quibusdam partibus. 1817 (unbekannt, ob sie überhaupt etwas über die Genitalien enthält).

Suckow, Anatomisch-physiologische Untersuchungen der Krustenthiere. Heidelberg 1818, I. Bd., 1. Heft.

J. and H. D. S. Goodsir, The Testis and its Secretion in the Decapodous Crustaceans, in: Anatomical and Pathological Observations. Edinburgh 1845.

L. Mandl, Anatomie microscopique. Paris 1838—57.

Todd, Cyclopaedia of Anatomy.

A. Saunders, On Zoopores of Crustacea. Royal microsc. Society (Monthly microsc. Journal) March. 1869.

— Further Notes on the Zoospermes of Crustacea and other Invertebrata Monthly microsc. Journal, März 1874 (?).

E. Metschnikoff, Ergebnisse der I. russischen Naturforscher-Versammlung 1868, Abtheilg. für Anat. und Physiol.

Endlich die von P. Mayer angekündigte Arbeit von Zincone, falls dieselbe bereits im Drucke erschienen ist.

noch einige Bemerkungen über die Blutgefässe, sowie Parasiten der männlichen Zeugungstheile an.

I. Innere Geschlechtsorgane.

A. Lage derselben.

Bei den Thoracostraken ist die Lage des Hodens in den verschiedenen Unterordnungen eine verschiedene, überall jedoch finden wir denselben über dem Darne und mit Ausnahme der Paguriden, zwischen jenem und dem Herzen gelagert. Während bei den Stomatopoden, bei denen das Abdomen den bei weitem umfangreichsten Körperabschnitt bildet, der Hoden im Abdomen liegt, findet er sich bei den Schizopoden und Macruren im Thorax, und zwar der Hauptmasse nach bedeckt von der unteren Wand des Pericardialsinus. Der vorderste Abschnitt desselben reicht meist bis an die hintere Wand des Kaumagens, geht wohl auch neben diesem ein Stück hinauf (Palinurus, Homarus), und sieht unter dem Pericardialsinus hervor, ebenso wie das hintere Ende, welches in das erste (Palinurus) und sogar zweite Abdominalsegment (Homarus) hineinragt.

Bei den Galatheen jedoch rückt der Hoden bereits vollständig in den Thorax empor, wo er nicht nur zu Seiten des Kaumagens hinaufzieht, sondern mit seinem Vorderende nochmals nach aussen umbiegt (Taf. I, Fig. 5). Damit ist der Uebergang zu den Verhältnissen, wie wir sie bei den Brachyuren finden, gebildet. Hier ist der Hoden im Zusammenhange mit der geringen Ausbildung des Abdomens am weitesten nach vorwärts gerückt. So finden wir den Hoden in dem vorderen Abschnitt des mächtigen, verbreiterten Cephalothorax eingetreten und eine ansehnliche Strecke hinter dem Kaumagen, wo sein hinteres Ende liegt, zwischen den Adductoren der Mandibeln und den Seitenwänden des Kaumagens, sodann in weitem Bogen, im Grossen und Ganzen parallel mit dem Stirnrande des Cephalothorax hinaufgehen, um in dem am weitesten nach aussen liegenden Raum der Leibeshöhle über dem vordersten Abschnitt der Kiemenhöhle zu enden (Taf. II, Fig. 3). Nur bei *Dromia vulgaris* macht der Hoden den weiten Bogen nicht, sondern endet schon in der halben Höhe des Kaumagens (Taf. II, Fig. 1).

Eine Ausnahme in der Abtheilung der Macruren bilden die Paguriden, deren Hoden mit der eigenthümlichen Umgestaltung des Abdomens in dieses hineingerückt ist. Hier ist auch in der Lage des Hodens die Symmetrie nicht eingehalten, was in

allen anderen Abtheilungen der Thoracostraken der Fall ist, sondern die Hoden sind nach links verschoben, wobei sie entweder eine gemeinsame Masse bilden (wie bei *Paguristes*), oder der rechte Hoden höher liegt, als der linke, der ziemlich weit gegen das Ende des Abdomens gerückt ist (*Eupagurus*).

Die Ausführungsgänge des Hodens liegen mit Ausnahme der Stomatopoden und Paguren, im Cephalothorax und laufen in der Richtung von vorn nach hinten den fast immer am Coxalgliede des letzten Brustfusses gelegenen Mündungen zu. Nur bei den Stomatopoden und Paguriden liegen dieselben im Abdomen, und verlaufen gegen die Oefnungen in umgekehrter Richtung von hinten nach vorn.

B. Bau des Hodens.

Der Hoden der Dekapoden besteht, wieder die Paguriden ausgenommen, aus paarigen Theilen und einem unpaarigen Abschnitte.

Bei den meisten Macruren besitzt der Hoden vordere und hintere Lappen. Die hinteren Lappen sind vom Ursprung des Vas deferens zu nehmen, zu welcher Abgrenzung die Brachyuren die Stütze bieten. Dieselben sind verschieden stark entwickelt, kurz bei *Callinaxis* (Taf. II, Fig. 4hl), besitzen sie bei *Alpheus* eine bedeutendere Länge (Taf. I, Fig. 1), die bei *Palaemon* (Fig. 2) und *Astacus* (Fig. 3) noch grösser wird, bis endlich die Hinterlappen an Länge die Vorderlappen erreichen (bei *Palinurus*, *Homarus*) und dann in das Abdomen hineinragen. In allen diesen Fällen entspringt das Vas deferens im Verlaufe des Hodens.

Jedoch schon unter den Macruren ist bei *Galathea* der hintere Lappen nicht entwickelt, daher das Vas deferens am Ende des Hodens entspringt (Taf. I, Fig. 5). Dieses Verhalten wiederholt sich bei den Paguriden, wo die Vasa deferentia gleichfalls am hinteren Ende des Hodens ihren Ursprung nehmen, und findet sich bei den Brachyuren ausschliesslich vor (vergl. die Fig. 10 und 8 auf Taf. I, sowie Fig. 1, 2, 3 auf Taf. II).

Was den unpaaren Hodenabschnitt anbelangt, so ist derselbe bei den Macruren an keine bestimmte Stelle gebunden. Während er bei *Astacus* durch den unpaaren hinteren Lappen dargestellt wird, erscheint er sonst stets als ein queres Verbindungsstück. Dasselbe ist bei *Alpheus* (Taf. I, Fig. 1) etwas vor der Mitte der beiden Vorderlappen gelegen, rückt bei *Homarus* und *Palin-*

nurus etwas höher hinauf, und bildet endlich bei *Calliaxis* einen Verbindungsbogen der beiden vorderen Enden der paarigen Abschnitte (Taf. II, Fig. 4). Bei *Pagurus* dagegen konnte ich mich von der Existenz eines unpaaren Verbindungsstückes nicht überzeugen, und ist dies umso auffallender, als wir in allen anderen Fällen, soweit mir bekannt, unter den Thoracostraken dieses Verhalten vorfinden. Ja bei *Palaemon rectirostris* traf ich sogar zwei Querbrücken an, von denen die eine am vorderen Ende, die andere in der Mitte der Vorderlappen liegt (Taf. I, Fig. 2).

Bei den Galatheiden liegt das unpaare Verbindungsstück am hinteren Ende des Hodens, an der Stelle, an welcher das Vas deferens entspringt (Taf. I, Fig. 5 u); das gleiche Verhalten treffen wir bei den Brachyuren wieder an, wo der unpaare Abschnitt constant auftritt, jedoch eine verschieden starke Ausbildung bei den verschiedenen Formen zeigt.

Bei *Ilia nucleus*, dem einzigen Vertreter der Oxystomen, den ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, fand ich ihn von einer Länge, welche die der beiden paarigen Hodenabschnitte beinahe erreicht. Die nächstschwächere Ausbildung beobachten wir in der Gruppe der Cyclometopen, wo dieser Abschnitt ein ansehnliches Verbindungsstück darstellt (*Eriphia*, *Portunus*, *Pilumnus*) (Taf. II, Fig. 3 u). Eine weitere retrograde Stufe repräsentirt *Lambrus angulifrons* und *Ethusa masearone*, bei welchen der unpaare Abschnitt keine bedeutende Grösse mehr erreicht, bis endlich das äusserste Extrem bei den übrigen Oxyrhynchen (*Maja*, *Stenorhynchus*, *Inachus*) erreicht wird. Hier ist das Verbindungsstück ein ganz kurzes Querstück, das, wenigstens bei *Maja*, schwierig zu erkennen ist (Taf. II, Fig. 2 u und Taf. VI, Fig. 4).

Das unpaare Verbindungsstück gehört fast immer dem Hoden selbst an, d. h. seine Wand ist von spermatogenem Epithel bekleidet. Nur bei *Stenorhynchus* und *Maja* konnte ich mich von einem solchen nicht überzeugen, indem das hier vorkommende Epithel mit dem, welches den Anfangstheil des Vas deferens bekleidet, übereinstimmt.

Um das Aussehen und die Formgestaltung des Hodens, zu deren Darstellung ich nun übergehe, verständlicher zu machen, muss ich sogleich auf den Bau desselben eingehen.

Den einfachsten Bau des Hodens zeigt uns *Squilla mantis*, wo derselbe ein mit schwachen Ausbuchtungen versehenes Rohr darstellt, dessen Wand allseits von samenerzeugendem Epithel ausgekleidet wird.

Unter den Dekapoden treffen wir den einfachst gebauten Hoden bei *Athanas nitescens* (Taf. II, Fig. 9). Hier ist derselbe jederseits ein langgezogener Sack, der jedoch nicht gleichmässig an allen Stellen mit spermatogenem Epithel bekleidet ist, welches sich auf die mediale Seite des Sackes beschränkt. Das Epithel der lateralen Seite dagegen stimmt mit dem des Ausführungsganges überein. Die Grösse der Fläche, die von samen-erzeugenden Zellen bekleidet wird, beträgt beiläufig zwei Drittel der Gesamtoberfläche, so dass ein Drittel ohne ein solches Keim-epithel ist.

Die vom Keimepithel bekleidete Oberfläche werde ich von nun an das Keimlager, respective den Keimhügel oder die Keimlinie nennen.

Von dem *Athanas*hoden als Ausgangspunkt lassen sich die übrigen Formen leicht ableiten. Vor allem müssen wir uns vorstellen, dass der Sack in die Länge gewachsen ist und so zu einem Schlauch wurde, an welchem das Keimlager nicht ein gleichmässiger Hügel geblieben ist, sondern vielfache Ausbuchtungen gebildet hat. So gewinnt der Hoden ein mehr acinöses Aussehen, wie bei *Palaemon* (Taf. I, Fig. 2, *Galathea*, *Palinurus*, *Pagurus* Taf. I, Fig. 10). In der Regel beschränken sich diese Ausbuchtungen nicht auf eine einzige Reihe, sondern treten in zwei Reihen auf. Die Ausstülpungen können aber grösser werden und sich zu Beeren abschnüren, ein Verhältniss, das wir an den scheinbar nach allen Richtungen acinösen Hoden von *Alpheus* und *Callinaxis* (Taf. II, Fig. 4) beobachten. In allen diesen Fällen lässt sich jedoch eine Linie finden, die längs des Hodens hinaufzieht und frei von Acinis ist. Endlich können die Acini allseitig sprossen wie bei *Astacus*, an dessen Hoden der acinöse Bau am meisten ausgesprochen ist. Zu *Astacus* führt *Homarus* hin, wo die einseitige Anordnung der Acini auch nicht mehr zu erkennen ist. Es ist jedoch möglich, ja sogar wahrscheinlich, dass im Jugendzustande die Acini auch einseitig sprossen und die von Acinis freie Linie beim entwickelten Hoden nur durch die Complicirung des ausführenden Theiles im Hoden verborgen ist. In der That fand ich auch bei einem jungen *Astacus*männchen von 3.7 Ctm. Länge, dass die Endbläschen — wenigstens in den dem Vas deferens zunächst liegenden Theilen des Hodens konnte ich mich davon überzeugen — nur an einer Seite sprossen, die andere Seite dagegen frei von solchen war.

Bei den *Brachyuren* finden wir den Hoden so gebaut, wie

unter den *Macruren*, bei den *Paguriden* und *Galathea*. Auch hier beschränkt sich das Keimlager auf einen Streifen (vergl. Fig. 5 auf Taf. V), der längs des ganzen vielfach aufgeknäuelten Hodenrohres hinaufzieht, während der übrige Theil der Innenfläche des Tubulus mit einem Epithel ausgekleidet ist, das keine Spermatozoen erzeugt. In den meisten Fällen tritt die Keimlinie in Buchten hervor, die entweder unbedeutend sind, wie bei *Dromia*, oder stark prominiren, wie bei *Eriphia*, *Portunus*, *Ilia*, *Porcellana*, *Pilumnus*. Häufig jedoch springt das Keimlager höchstens in kaum unterscheidbaren Erhebungen (*Maja*) vor, die auch vollkommen unterdrückt sein können (*Lambrus*, *Stenorhynchus*, *Ethusa*). Die einander nächsten Formen des Hodenrohres können übrigens auch bei derselben Art vorkommen, und zwar von der Entwicklung des Hodens abhängig. So können die Ausstülpungen bei nicht stark entwickelten Hoden von *Eriphia* niedriger bleiben, während bei *Maja* die Erhebungen vollkommen fehlen.

In Folge der verschieden stark prominirenden Keimlinie besitzt der Hoden bei sonst gleichem Bau ein verschiedenes Aussehen. So ist derselbe da, wo die Keimlinie nicht oder wenig vorspringt, locker, wie bei *Maja* (Taf. II, Fig. 2, *Stenorhynchus*), dagegen sieht er da, wo die Keimlinie zahlreiche Ausbuchtungen bildet, die sich gegenseitig pressen, sehr compact aus (*Eriphia*) (Taf. II, Fig. 3). Eine Mittelstufe zwischen den beiden Extremen zeigt der Hoden von *Dromia*, der übrigens ebenfalls ziemlich compact erscheint (Taf. II, Fig. 1).

Bei den kleineren *Brachyuren*, wie *Pilumnus*, hat der Hoden, obwohl er ebenfalls Ausbuchtungen der Keimlinie besitzt, nicht das compacte Aussehen wie bei *Eriphia*, und ist der Grund der, dass sich das Hodenrohr hier nicht so reich aufwindet.

Bei den kleinen *Macruren* kann der Hoden kein lockeres oder compacteres Aussehen gewinnen, da das Rohr meist ganz ohne Windungen oder unter geringen Biegungen verläuft. Dagegen da, wo er sich aufknäult, wie bei *Homarus* und *Palinurus* *Pagurus*, hat der mit starken Ausbuchtungen versehene Hoden ein compactes Aussehen. Am meisten zeigt derselbe dieses Aussehen bei *Astacus*, indem hier die Acini nicht alle am Hauptstamme aufsitzen, sondern derselbe vielfach verzweigt ist und erst an den Enden der Zweige die Endbläschen trägt.

Die Eigenthümlichkeit, dass sich die Hauptstämme des Hodens erst verzweigen, findet sich so mächtig entwickelt nur bei *Astacus* vor. Doch zeigt auch der Hoden des Hummers in geringem Masse

Verzweigungen, die aber niemals eine solche Complication erlangen. Doppelbläschen, d. h. Endbläschen, in denen das Keimepithel in zwei Ausbuchtungen getheilt ist, können als die Anfangsstufe zu einer Verästelung des Ausführungsganges angesehen werden.

In allen Fällen ist der Hoden jeder Seite aus einem einzigen Rohr gebildet, zu welchem überall da, wo hintere Lappen auftreten, noch ein zweites hinzukommt. Dieses Rohr ist mit Ausnahme der angeführten Fälle stets einfach, und konnte ich mich auch bei *Brachyuren* davon mit ziemlicher Sicherheit überzeugen, da ich, so oft ich den Hodentubulus aufwickelte, niemals Verzweigungen vorfand.

Der Hoden und seine Ausführungsgänge sind stets von einer bindegewebigen Hülle umgeben. Dieselbe ist bei *Astacus* zart, und besteht hier aus einem fibrillenlosen Bindegewebe, dessen Grundsubstanz vollkommen homogen, höchstens ein wenig körnig erscheint. Da wo Fibrillen vorhanden zu sein scheinen, hat man es mit Faltungen zu thun. Dieses Bindegewebe bildet eine fast vollkommen geschlossene Hülle, in der sich nur hie und da Lücken vorfinden. Ähnlich, jedoch etwas derber ist die Hülle des Hodens bei *Galathea*. Bei *Homarus* und *Palinurus* verhält sich die Hülle, was das Vorkommen der Lücken anbelangt, wie bei den vorher genannten Dekapoden. Hier konnte ich jedoch mit Sicherheit Fibrillen erkennen, die bei *Palinurus* hauptsächlich der Länge des Hodens nach ziehen, bei *Homarus* sich in verschiedenen Richtungen kreuzen. In Folge dessen erscheint auch die Hülle bei diesen beiden Dekapoden als eine derbe Kapsel.

Bei den *Brachyuren* ist die Hülle, wie auch bei *Calliaxis* und *Pagurus* von zahlreichen grösseren und kleineren Lücken durchbrochen (Taf. VI, Fig. 6), welche bei einem und demselben Thiere stellenweise sehr gross sein können, während an anderen Stellen wieder die Binde substanz vorwiegt. In beiden Fällen, hauptsächlich jedoch im ersteren Falle, sieht die Hülle wie ein Spinnwebennetz aus, das den Hoden überzieht. Die Grundsubstanz der Hülle kann Fibrillen besitzen, oder es können solche nicht vorhanden sein. Die Kerne dieses Bindegewebes sind oval, aber auch rund oder stäbchenförmig, je nachdem sie in der Länge oder der Breite stärker gedehnt sind.

Bei den *Cariden* ist die Hülle gleichfalls von zahlreichen Lücken durchbrochen, und bietet *Palaemon* das eine Extrem, in welchem die Lücken bedeutend vorwiegen und das Bindegewebe netzartig den Hoden umfasst (Taf. VI, Fig. 7).

Von dieser Hülle treten Balken zwischen die Bläschen, respective Windungen des Hodens und seiner Ausführungsgänge hinein, und diesen folgen auch die Gefässe zu den genannten Organen. In allen Gruppen der Dekapoden fand ich glänzende Ballen an der Innenseite der Hodenhülle vor; dieselben färbten sich nicht, sondern blieben gelbglänzend, und nur einmal beim Hammer bemerkte ich, dass sie, mit starkem Hämatoxylin tingirt, eine bläuliche Farbe annahmen. Ich will mich einer Deutung dieser Gebilde enthalten, da ich sie im frischen Zustande nicht beobachtet habe, und erst an Schnitten in Alkohol gehärteter Hoden und Vasa deferentia bemerkte. Ferner fanden sich im Bindegewebe des Hodens von *Eriphia* verzweigte Pigmentzellen, ebenso in dem des Vas deferens von *Palaemon* und *Virbius*.

Das Hodenrohr besitzt eine bindegewebige, mit ovalen Kernen versehene Tunica propria. Unter dieser vermochte ich noch, wenigstens bei *Astacus*, *Eriphia* und *Dromia* ein structurloses, gelblich glänzendes Häutchen zu unterscheiden. Doch dürfte sich ein solches nicht auf die genannten Formen beschränken, sondern wird sich wohl in allen Fällen vorfinden.

Ausserdem fand ich am Hoden von *Maja*, *Eriphia*, *Palaemon*, *Pagurus* und *Palinurus* und anderen Dekapoden quergestreifte Muskelfasern. Dieses Vorkommen von Muskelfasern am Hoden wird uns erklärlich sein, wenn wir bedenken, dass überall zwei Drittel oder die Hälfte des Hodenrohres Ausführungsgang ist. Die Muskulatur lässt sich stets an derjenigen Stelle am leichtesten beobachten, die der Keimseite gegenüber liegt. Der Grund davon ist leicht einzusehen, denn es sind hier die Muskelfasern auf einen kleineren Raum beschränkt, da die Keimseite stets viel ausgedehnter ist.

Bei *Athanas* gehen vom Vas deferens aus an dem Hodensacke Muskelfasern bis zum Keimhügel hin. Bei *Palaemon* und *Pagurus* finden wir vorwiegend ringförmig verlaufende Fasern. Bei *Palinurus* kann man sich von der Umspinnung des Hodenrohres durch Muskelfasern leicht überzeugen, da dieselben hier eine bedeutende Breite besitzen und vielfach gekreuzt sind. Bei *Astacus* (Taf. V, Fig. 1 msc.) und *Calliaxis* (Taf. VI, Fig. 8) reicht die Muskulatur des Vas deferens bis an die Endbläschen heran, deren Stiele noch von ihr überzogen sind. Bei den *Brachyuren* sind diese Fasern dünn, und deshalb schwierig zu beobachten; doch habe ich mich bei *Eriphia* und *Maja* von ihrem Vorhandensein überzeugt (vergl. Taf. V, Fig. 5 m).

Was nun das den Hoden auskleidende Epithel anbelangt, so will ich zuerst dasjenige besprechen, welches das Keimlager zusammensetzt.

Im Keimlager unterscheiden wir stets zweierlei Elemente. Das eine Element sind Zellen, die sich durch ihre bedeutende Grösse und den Besitz eines grossen runden Kernes auszeichnen. Sie begrenzen auch das Lumen des Hodens. Aus diesen Zellen entstehen die Samenkörperchen, und sie sind daher nach der Ebner-Neumann'schen Nomenclatur als Spermatoblasten zu bezeichnen (Taf. V. Fig. 1. spb.). Das zweite Element ist eine Protoplasmamasse, an der ich Zellgrenzen nicht erkennen konnte. In dieselbe eingelagert finden sich Kerne, welche in einfacher oder mehrfacher Zahl zwischen den Basen der Spermatoblasten eingepfercht sind (er). Diese Kerne färben sich viel stärker mit Carmin und Hämatoxylin als die der Spermatoblasten: ihre Form ist äusserst verschieden, das selbe durch die drückenden Spermatoblasten bedingt wird. Die in die gemeinsame Protoplasmamasse eingelagerten Kerne nenne ich die Ersatzkeime aus Gründen, welche aus späteren Angaben klar werden. In den Ersatzkeimen finden sich stets Körnchen oder Ballen von solchen, die einen lebhaften Glanz besitzen, sich mit Osmiumsäure bräunen und höchst wahrscheinlich Fett sind.

In beiderlei Elementen ist im frischen Zustande das Zellprotoplasma sehr blass und äusserst feinkörnig. Nur bei *Eupagurus Prideauxii* fanden sich im Protoplasma der reifen Spermatoblasten glänzende Ballen (Taf. III, Fig. 37), die sich gegenüber den Reagentien wie ein Eiweisskörper verhalten. Die Kerne der Spermatoblasten sind gross, und das sie umhüllende Protoplasma des Zellkörpers im Verhältniss zu jenen nicht bedeutend. Nur bei *Homarus* fand ich den Kern im Verhältniss zum Zellleibe, verglichen mit anderen Spermatoblasten, kleiner. Der Kern ist im frischen Zustande sehr blass und mit zahlreichen Kernkörperchen versehen. Bei *Palinurus* finden wir fast stets einen alle übrigen an Grösse übertreffenden Kernkörper vor. Beim Hummer sind die Kernkörper von ziemlich gleicher Grösse, und regelmässig gestaltet, während sonst grössere und kleinere, verschieden geformte zusammen vorkommen. Bei *Astacus* fand ich manchmal, zuweilen nicht selten, in einzelnen Kernen die Kernkörper von bedeutender Grösse und kugeliger oder sphärischer Gestalt.

Während sich somit an den Spermatoblasten bei den verschie-

denen Dekapoden, wenn auch nicht auffallende, Unterschiede auffinden lassen, sehen die Ersatzkeime viel gleichförmiger aus. Auch ihre Kerne bergen zahlreiche, verschieden geformte Kernkörper.

Im Hoden kommt nun überall noch ein anderes Epithel vor, das mit dem der Ausführungsgänge übereinstimmt und welches ich kurz als Ausführungsepithel bezeichnen werde. Dasselbe ist pflasterförmig bei *Athanas*, *Pagurus*, *Palinurus*, ein niedriges Cylinderepithel bei *Calliaxis* (Taf. VI, Fig. 8, e), *Palaemon*, ein höheres Cylinderepithel bei *Astacus* (Taf. V, Fig. I. af).

Die Höhe der Epithelzellen ist verschieden und hängt von der Ausdehnung des Hodenrohres ab. So ist bei *Astacus* das Epithel der Ausführungsgänge im contrahirten Gange cylindrisch, im ausgedehnten cubisch, ja selbst pflasterförmig. Das Protoplasma dieser Zellen erscheint stets sehr feinkörnig, die Form ihrer Kerne richtet sich nach der der Zelle, ist bald breit, bald lang oval.

Bei *Eriphia* — unter den Brachyuren — ist das Epithel weiter differenzirt. Das mit den Ausführungsgängen übereinstimmende Epithel sehen wir hier auf eine kleine Stelle beschränkt, die dem Keimhügel gegenüber liegt (Taf. V, Fig. 5. a). Zwischen diesem und jenem findet sich aber eine zweite Epithelform, die durch Beschaffenheit des Protoplasmas, Grösse des Zelleibes und Kernes ausgezeichnet ist (ze). Während die Zellen des dem Keimhügel gegenüberliegenden Epithels schmal sind, der Zellinhalt hyalin erscheint, und der elliptische Kern klein ist, besitzen die Zellen des Zwischenepithels ein grobkörniges Protoplasma, eine bedeutende Grösse und grosse Kerne, die ebenfalls elliptisch sind. Es dürfte diese Differenzirung des ausführenden Epithels auch bei den meisten übrigen Brachyuren vorkommen, worüber mir jedoch Beobachtungen fehlen.

Im contrahirten Hodentubulus sind die beiderlei Epithelzellen cylindrisch, und zwar auch hier wieder von stellenweise variirender Höhe, je nachdem sie mehr oder minder gepresst, oder im Gegentheil gezerzt werden. Danach ändert sich auch die Form des Kernes. Bei mit Spermatozoen gefülltem Hodenschlauch ist das ausführende Epithel cubisch oder pflasterförmig, das Zwischenepithel pflasterförmig, doch so, dass die Kerne hügelförmig gegen das Lumen vorragen. Das Zwischenepithel ist drüsiger Natur, wie alle Zellen des Ausführungsepithels. Denn man findet bei contrahirtem, also entleertem Hodenschlauche an der Oberfläche und im obersten Theile des Protoplasmas der Zwischen-

epithelzellen stets glänzende Secretkörnchen, die auch zu einer Schichte verschmolzen sind. Eine Cuticula, welche die Hodenzellen noch überzüge, habe ich nie wahrgenommen.

Neben der Bildung der Spermatozoen wird im Hoden noch ein Secret abgeschieden, und zwar nicht nur von den Zellen, die das ausführende Epithel darstellen, sondern wahrscheinlich auch vom spermatogenen Epithel. Denn man findet die früher erwähnten glänzenden Körnchen, die in den Ersatzkeimen vorhanden sind, zwischen den sich entwickelten Spermatozoen vor.

Die Zellen des Ausführungsepithels liefern stets ein Secret. Bei *Astacus* konnte ich dasselbe in den Zellen angehäuft nachweisen. Bei in Alkohol gehärteten Hoden, die später in Schnitte zerlegt und mit Carmin gefärbt wurden, färbte sich das Secret nicht und war daher schwer zu erkennen. Bei einem Hoden jedoch, den ich in Chromsäure härtete und sodann schnitt, und die Schnitte mit Carmin färbte, tingirte sich das Secret dunkel-rosa und es liessen sich so leicht in den Zellen, deren Inhalt nicht oder schwach gefärbt war, die Secretballen erkennen (Taf. V, Fig. 7). Es erinnern diese Zellen lebhaft an die von Fr. E. Schulze ¹⁾ beschriebenen oben offenen Cylinderzellen des Magens.

Zum Schluss will ich noch hinzufügen, dass ich bei *Squilla* mantis gleichfalls die zweierlei Elemente im Hoden vorfand: grössere Zellen, welche den Spermatoblasten der Dekapoden gleichen und ihnen auch gleichzustellen sind, und dazwischen in der Tiefe, in eine gemeinsame Protoplasmamasse eingebettet, Kerne, die sich durch stärkere Färbung leicht unterscheiden lassen (Taf. V, Fig. 8). Dass bei *Squilla* das spermatogene Epithel allerseits das Hodenrohr auskleidet, wurde bereits erwähnt. Es mag noch hervorgehoben werden, dass hier die der Tunica propria zugewendete Partie des Protoplasmas des Epithels eine stäbchenförmige Anordnung zeigt, die bis unter die Kerne der Spermatoblasten reicht. Nach aussen vom Epithel folgt eine structurlose Membran, dann eine bindegewebige Tunica propria und endlich die äussere Hülle des Hodens, aus sehr derbem, mit starken Fibrillen versehenem Bindegewebe bestehend, mit eingelagerten Pigmentzellen.

Zur Zeit der Brunst ²⁾ beginnt der Hoden, in Folge der

¹⁾ Epithel- und Drüsenzellen. Archiv für mikroskopische Anatomie, 3. Band 1867, p. 174.

²⁾ Der Beginn der Brunst fällt bei den Dekapoden, auch bei *Squilla*, in die letzten Sommer- und die Herbstmonate. Es empfiehlt sich daher, mit der Untersuchung der Entwicklung der Samenkörperchen im Monate August zu beginnen.

Entwicklung der Spermatoblasten und Spermatozoen zu schwellen. Man kann schon mit freiem Auge die Stellen des Hodens bezeichnen, welche mit reifen Spermatozoen gefüllt sind, und jene, in welchem diese erst in Bildung begriffen sind. Im letzten Falle ist das Aussehen des Hodentubulus im auffallenden Lichte grau, im durchfallenden die Stelle durchscheinend, im ersteren Falle bei auffallendem Lichte weiss, im durchfallenden dunkel.

Es wird nun die Frage zu beantworten sein, wie die Spermatoblasten gebildet, und die abgestossenen wieder ersetzt werden.

Bei *Astacens fluviatilis* gelang es mir, Bilder zu beobachten, welche nur auf Bildung und Ersatz der Spermatoblasten bezogen werden können. Da ich gleiche Bilder auch im Hoden anderer Dekapoden vor mir hatte, darf ich wohl behaupten, dass bei allen Dekapoden der Ersatz und die Bildung der Spermatoblasten auf gleiche Weise geschieht.

Bei Beantwortung der gestellten Aufgabe wird das Hauptaugenmerk auf die früher schon als Ersatzkeime bezeichneten Elemente gerichtet sein müssen, dabei aber auch der Inhalt der Acini mit in Betracht zu ziehen sein, um die Stadien richtig nach einander folgen zu lassen. Ich will die einzelnen Stadien zuerst beschreiben, und dann die sich ergebenden Schlüsse ableiten.

Die Zusammensetzung des Hodenepithels aus zweierlei Elementen wurde bereits früher erwähnt.

Ich wende mich gleich zu der Zusammensetzung des Epithels, wie es sich nach der Theilung der Samennutterzellen darstellt. Schon zur Zeit, wo die Samennutterzellen eben erst in das Lumen des Follikels abgestossen wurden, und ihre Theilung beginnen, kann man in dem Lager der Ersatzkeime grössere und kleinere Kerne unterscheiden. Das Protoplasma der Ersatzkeime ist zu dieser Zeit reich mit Körnchenballen durchsetzt, die beim Abstossen der Spermatoblasten um diese und ihre Producte mit dem Secret auch abgeschieden werden (Taf. V, Fig. 2).

Im Innern der Acini sind die Samenzellen in der Bildung des Samenkopfes begriffen, und die sich schon früher durch ansehnlichere Grösse auszeichnenden Kerne haben einen bedeutenden Umfang erlangt (Fig. 3). Diese grossen Kerne theilen sich wahrscheinlich, und haben sich wohl gewiss schon früher getheilt.¹⁾

¹⁾ Ich kann nicht unerwähnt lassen, dass ich Kernspindeln in dem Ersatzkeimlager nie zu Gesicht bekam, obgleich ich sich ohne Zweifel theilende Kerne öfters beobachtete.

In der gesammten Protoplasmamasse werden glänzende Körnchen gebildet. Bald jedoch hören die um die grösseren Kerne gelegenen Partien des Protoplasmas auf, diese Körnchen zu liefern, und damit ist die erste Trennung eines Theiles des gemeinsamen Protoplasmas als Zellleib der Spermatoblasten gegeben. Es heben sich nun diese Partien als selbstständige Zellen immer mehr ab: ihr Protoplasma wird hyalin, und der Kern abgerundet, womit er sich dem ausgebildeten Zustande nähert. So sind neue Spermatoblasten gebildet, und der eben geschilderte Vorgang beginnt von Neuem.

Damit ist wohl mit ziemlicher Sicherheit dargethan, dass die mit Kernen durchsetzte Protoplasmamasse unter den Spermatoblasten den Ersatz der verbrauchten Spermatoblasten besorgt und daher als das Ersatzkeimlager oder das eigentliche Keimlager zu bezeichnen ist. Der Ersatz der Spermatoblasten geht so vor sich, dass gewisse Kerne zu einer bedeutenden Grösse heranwachsen und ein Theil des Protoplasmas des Keimlagers sich um diesen als Zellleib abtrennt. Dieser letztere Theil hat aufgehört, glänzende Körnchen abzuscheiden. Die kleineren Kerne, die sich wahrscheinlich durch Theilung vermehren, bleiben als neues Ersatzmaterial zurück.

Das heranwachsende neue Epithel übernimmt für die fertigen Spermatoblasten gleichzeitig die Rolle einer Schleimhaut, welche Rolle wieder auf die kleineren Zellen übergeht, während die reifenden Spermatoblasten die Fähigkeit der Körnchenbildung verlieren.

Bilder des Keimlagers mit sich regenerirenden Spermatoblasten fand ich auch bei anderen Dekapoden, und habe ich ein solches von *Paguristes* auf Taf. V, Fig. 4 abgebildet. Die Kerne der künftigen Samenmutterzellen sind bereits rund und ähneln denen der reifen Spermatoblasten: eine Abgrenzung des Protoplasmas um diese Kerne ist noch nicht zu erkennen.

Dass die Deutung der von mir bei *Astacus* beschriebenen Bilder die richtige ist, geht auch aus einer Beobachtung hervor, welche ich über die Bildung der Samenmutterzellen bei *Sida crystallina* machte und die ich hier einschalten will. Bei *Sida* ist der Hoden schlauchförmig; als eigentlicher Keimstock erscheint das vordere umgebogene Ende des Hodenschlauches. Dasselbst findet sich eine mit grossen Kernen, die ein umfangreiches Kernkörperchen besitzen, durchsetzte Protoplasmamasse von vollständig hyalinem Aussehen (Taf. V, Fig. 10 a'). Weiter nach vorn beobachten wir eine Anzahl von Zellen, welche an Grösse die eben besprochenen

Keime übertreffen (a''). Noch weiter nach vorwärts an der Umbugsstelle folgt abermals ein Satz von Zellen, an denen man sofort Unterschiede von den zuletzt genannten erkennt (a'''). Im Zellprotoplasma sehen wir nämlich eine Menge glänzender Körnchen, und das früher solide Kernkörperchen ist jetzt gehöhlt, und birgt im Inneren eine grosse Vacuole. Gehen wir im Hodenschlauch weiter, so finden wir Zellen, die bereits in Bildung der Samenfäden begriffen sind; und zwar zunächst solche mit jüngeren Stadien der Samenfadenentwicklung, sodann solche mit reiferen Fäden.

Ueberblicken wir das Ganze, so können wir im Hoden von *Sida* fünf Sätze von Spermatoblasten erkennen welche nach einander von dem Keimlager erzeugt worden sind. Im Keimlager sind nur einerlei Elemente zu beobachten, die in bestimmten Zeitintervallen einen Satz von Zellen erzeugen, welche zu den Spermatoblasten werden.

Bei den Dekapoden finden wir zweierlei Elemente im Hoden. Spermatoblasten und Ersatzkeime. Man könnte dies als eine höhere Entwicklung oder weitere Differenzirung des spermatogenen Epithels auffassen. Doch dürfte es mit den Beobachtungen besser übereinstimmen, das Verhalten bei den Dekapoden als Modification der Verhältnisse bei *Sida* anzusehen. Während nämlich bei *Sida* die Spermatoblasten sowohl ihre Reifung, wie die Bildung der Samenkörper ausserhalb des Keimlagers durchmachen, reifen jene der Dekapoden im Keimlager und nur die Entwicklung der Spermatozoen fällt nach dem Austritt der Spermatoblasten aus demselben.

Auch bei den Dekapoden wird in bestimmten Intervallen eine Anzahl von Spermatoblasten geliefert. Man kann in einem Acinus von *Pagurus* z. B., der Breite nach ebenfalls mehrere Sätze von Spermatoblasten unterscheiden, welche zunächst über dem Keimlager erst in Theilung begriffen sind, während weiter bereits die Samenzellen die Spermatozoenköpfe bilden. Endlich folgen reife Spermatozoen.

Mit der eben dargestellten Regeneration der Spermatoblasten aus den Ersatzkeimen ist aber auch gezeigt, dass ein primärer Unterschied zwischen beiden Elementen nicht besteht, sondern dieser nur secundär ist. Dies wird aber auch noch durch die Entwicklungsgeschichte bewiesen. Besteht ein primärer Unterschied zwischen den beiderlei Elementen, so muss er schon im jungen Hoden existiren. Dies ist aber nicht der Fall. Der Hoden eines

3.7 Ctm. langen *Astacus* hatte erst wenige Acini gebildet (Taf. I, Fig. 11). Dieselben waren fast alle nur mit einerlei Elementen ausgekleidet und diese glichen den Ersatzkeimen (Taf. V, Fig. 9). Nun fanden sich allerdings hier und da im Hoden grosse Zellen vor, die den Spermatoblasten gleich waren. Das Auftreten der Spermatoblasten kann ich nur so erklären, dass schon sehr früh gewisse Keime zu Spermatoblasten sich umbilden. Doch dürfte diese Bildung nur vorübergehend sein. Gleichzeitig beweist das Auftreten von Spermatoblasten im Hauptstamm des Hodens, der später nur Ausführungsgang ist, dass eine strenge Scheidung zwischen spermatogenem und ausführendem Epithel noch nicht eingetreten ist. Dies wird noch durch das äusserst seltene Auftreten von Samenmutterzellen in den jungen Acinis unterstützt.

Wir finden also, dass zwischen Spermatoblast und Ersatzkeim ebensowenig ein Unterschied besteht, wie zwischen Eizelle und Follikelzelle, und die ausserordentliche Aehnlichkeit beider Bildungen muss die schon so oft vorgebrachte Ansicht von der Homologie des Hodens und des Ovariums sehr unterstützen. Jeder Ersatzkeim ist *potentia* ein Spermatoblast, jede Follikelzelle *potentia* ein Ei. Es entstehen die Spermatoblasten durch Umwandlung der Ersatzkeime, wie die Eier sich durch Umwandlung aus den Follikelzellen bilden.

Die weitgehende, zuerst von Reichert¹⁾ nachgewiesene Aehnlichkeit zwischen Samenmutterzelle und Ei findet noch eine Stütze in dem Vorkommen von Reservestoffen im Spermatoblasten. Als solche fasse ich nämlich die grossen Eiweissballen im Zellinhalt der Spermatoblasten von *Eupagurus* auf, welche sich im Ersatzkeimlager nicht finden und die bei der Bildung der Spermatozoen verschwinden, demnach verbraucht werden. Es haben vielleicht die Spermatoblasten aller Dekapoden eine solche Reservenernährung, die jedoch nicht auffällig genug ist; ich verweise auf eine Beobachtung, die später noch erwähnt wird, dass bei der Umwandlung der Samenzelle in die Spermatozoe die körnige Beschaffenheit des Zellprotoplasmas der Samenzelle verschwindet.

Die Aehnlichkeit im Bau zwischen Hoden und Ovarium bei den Dekapoden geht aus der Darstellung des Baues des Eierstockes von *Eupagurus Prideauxii*, wie sie P. Mayer²⁾ gibt, her-

¹⁾ Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörperchen der Nematoden. Müller's Arch. 1847.

²⁾ Zur Entwicklungsgeschichte der Dekapoden. Jena'sche Zeitschrift XI. Bd., p. 192.

vor, wo die Keimstelle gleichfalls auf einen Streifen beschränkt ist. Endlich bietet das Vorkommen eines androgynen Hummers, der im Jahre 1730 von F. Nicholls¹⁾ beobachtet wurde, einen weiteren Anhaltspunkt dafür, dass „männliche und weibliche Theile überall als Modificationen derselben Urform erscheinen.“²⁾

Literaturangaben.

Werfen wir nochmals einen Rückblick auf den Hoden der Dekapoden zugleich mit Rücksichtnahme auf die bisherigen Angaben, so finden wir, dass mit Ausnahme der Paguriden überall ein unpaarer Abschnitt vorhanden ist. Dieser Abschnitt wurde für die Brachyuren von Milne Edwards³⁾, Hallez⁴⁾ und Brocchi⁵⁾ als nicht vorhanden erklärt. Doch findet er sich, wie ich gezeigt habe, regelmässig vor. Nehmen wir hinzu, dass auch bei den Stomatopoden⁶⁾ ein unpaarer Abschnitt des Hodens vorkommt, welcher hier im letzten Abdominalsegmente liegt, und dass auch bei Mysis ein solcher vorhanden ist⁷⁾, den ich als breite Querbrücke beider paarigen Abschnitte bei einem jungen Männchen vorfand, so gelangen wir zu dem Resultate, dass das Vorhandensein eines unpaaren Hodenabschnittes eine für sämtliche Thoracostrakengruppen geltende Erscheinung ist. Dieser unpaare Abschnitt ist wohl durch Verwachsung der paarigen Theile entstanden. Ich glaube nicht, dass wir, wie es Gegenbaur⁸⁾ thut, „die Grundform des (Geschlechts) Apparates (der Arthropoden) in einer einheitlichen Keimdrüse zu erkennen“ haben, und somit der unpaare Abschnitt der zuerst vorhandene wäre. Mir erscheint es viel wahrscheinlicher, dass bei bilateralen Thieren auch die Geschlechtsorgane bilateral angelegt

¹⁾ Nach Bronn's „Classen und Ordnungen des Thierreiches“ V. Bd., p. 203.

²⁾ Leuckart, Art. „Zeugung“ I. c. p. 765.

³⁾ Hist. nat. des Crustacées t. I. Paris 1834, p. 165 u. f.

⁴⁾ Note sur le développement des spermatozoïdes des Décapodes brachyures. Compt. rend. 1874, Bd. 79, p. 244.

⁵⁾ Recherches sur l. organes génitaux mâles d. Crust. Décap. p. 110.

⁶⁾ Grobben, Die Geschlechtsorgane von *Squilla mantis*. Sitzungsab. d. Wiener k. Akad. d. Wiss., 74. Bd. 1876, p. 3.

⁷⁾ In Übereinstimmung mit P. J. van Beneden (Recherches sur la faune littorale de Belgique. Crustacés. Bruxelles. 1861. p. 50), während Frey und Leuckart (Beiträge zur Kenntniss wirbelloser Thiere. 1847) und G. O. Sars (Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce. I. livr. Christiania 1857) einen unpaaren Abschnitt nicht erwähnen.

⁸⁾ Grundriss der vergleichenden Anatomie, II. Auflage, 1878, p. 308.

sind, und dass, wo wir unpaare Abschnitte finden, eine Verschmelzung, häufig vielleicht schon sehr früh, eintritt. Dafür sprechen auch die Paguren, indem das Fehlen eines unpaaren Abschnittes hier nur so erklärt werden kann, dass die Verschiebung der Geschlechtsorgane in das Abdomen und ihre unsymmetrische Lagerung eine solche Verwachsung nicht ermöglichten.

Auch scheint mir der Fall des hermaphroditischen Hummers die Unabhängigkeit der beiden Hälften des Geschlechtsapparates zu beweisen.

Hintere Hodenlappen sind nur bei *Macruren* vorhanden und fehlen bei den *Brachyuren* stets. Milne Edwards¹⁾ und Brocchi²⁾ geben zwar hintere Hodenlappen für *Carcinus maenas* an, doch konnte ich mich von deren Vorhandensein nicht überzeugen. Bei *Galathea strigosa* sollen nach Brocchi²⁾ die vorderen Hodenlappen fast vollständig fehlen, während ich die hinteren Hodenlappen vermisste und nur die vorderen in ziemlich grosser Entwicklung vorfand.

Der Hoden des Flusskrebsses wurde bereits von Rüssel von Rosenhof³⁾, Rathke⁴⁾, Brandt und Ratzeburg⁵⁾, Milne Edwards⁶⁾ und Lemoine⁷⁾ abgebildet und beschrieben. H. Rathke erkannte zuerst die Zusammensetzung des Hodens aus Bläschen, die einem verzweigten Systeme von Röhren aufsitzen; auch Lemoine beschrieb diese Zusammensetzung des Hodens richtig. Der Hoden des Hummers wurde von Milne Edwards richtig abgebildet und beschrieben. Später⁸⁾ gab derselbe Forscher eine gute Abbildung des Hodens von *Palinurus*, dessen Zusammensetzung aus einem mit Ausstülpungen versehenen Rohre er erkannte, was Brocchi später bestätigte.

Von dem Hoden der Paguriden existiren Abbildungen von Delle Chiaje⁹⁾, Milne Edwards¹⁰⁾ und Brocchi. Doch zeigen dieselben nur die Lage und das Aussehen dieses Organes

1) Leçons sur la physiologie et l'anat. comp. t. IX. p. 254, Ann. 3.

2) a. a. O. p. 63.

3) Insecten-Belustigung, 3. Bd. p. 329.

4) Bildung und Entwicklung des Flusskrebsses, p. 4.

5) Medicinische Zoologie, 2. Bd., Berlin 1833.

6) Hist. nat. d. Crust.

7) Recherches pour servir à l'histoire des Systèmes nerveux, muscul. et gland. de l'Écrev. Ann. d. scienc. nat. 5 sér. t. 10, p. 25.

8) Règne animal de Cuvier. Crustacés. Atlas. p. 6, Fig. 4.

9) Descrizione e notomia etc.

10) Règne animal de Cuvier. Atlas. pl. 5, Fig. 3.

wie es bei oberflächlicher Betrachtung erscheint. Einen Theil und zwar den Endtheil des Hodens eines Eupagurus hatte Swammerdam¹⁾ abgebildet. Dass der Hoden von Paguristes ein einfacher, unverzweigter vielfach aufgewundener Schlauch ist, wurde zuerst von v. Siebold²⁾ erkannt und beschrieben.

Die besten Darstellungen des Hodens der Brachyuren, die bisher gegeben wurden, stammen von Milne Edwards. Der genannte Forscher beschrieb den Hoden von *Carcinus maenas* und *Cancer pagurus*, und bildete beide auch später ab. Bei *Carcinus* soll ein hinterer Lappen vorhanden sein, was jedoch, wie bereits hervorgehoben wurde, nicht richtig ist. Milne Edwards erkannte auch, dass der Hoden von einem einzigen, vielfach aufgeknäuelten Schlauche gebildet ist, was ich vollkommen bestätigen kann. Hallez und Brocchi kamen zu demselben Resultate.

Die äussere Hüllhaut des Hodens hatte bisher nur Milne Edwards erwähnt; er fand dieselbe als eine zarte durchsichtige Membran.

Vollständig vernachlässigt war das histologische Studium der männlichen Geschlechtsorgane. Es hatte nur Lemoine den feineren Bau des Hodens unseres Flusskrebses untersucht. Doch gelang es Lemoine nicht, ein Epithel in den Endbläschen des Hodens nachzuweisen. Ausser der Membrana propria fand er im Endbläschen zweierlei Zellen, die aber nicht mit den früher von mir unterschiedenen Elementen zusammenzuwerfen sind. Die beiden Zellarten, welche Lemoine unterschied, sind die Strahlencellen und Zellen, die viel grösser als die Strahlencellen und der Sitz der Spermatozoen sind. Die Strahlencellen wurden von Lemoine nicht für die Spermatozoen, sondern für Elemente von unbekannter Function gehalten, welche möglicherweise für die Art der Ausstossung des Samens von Bedeutung sind; die anderen für den wahren Sitz der Spermatozoen, als welche Lemoine glänzende Körperchen ansieht, von denen ich nicht sagen kann, ob sie mit den Kernkörperchen oder mit den glänzenden Körnchen zu identificiren sind.

Brocchi unterschied am Hodentubulus eine bindegewebige Haut und ein spermatogenes Epithel. Aus welchen Elementen dieses aber zusammengesetzt ist, ist nirgend zu ersehen.

¹⁾ Bibel der Natur, 1752. Taf. XI. Fig. 6.

²⁾ Bericht über die Leistungen im Gebiete der Anat. und Physiol. d. wirbellosen Thiere in dem Jahre 1841. Müller's Arch. 1842, p. CXXXVI. Anmkg.

C. Bau und Entwicklung der Samenkörperchen.

Die Samenkörperchen der Dekapoden sind abweichend von denen aller anderen Thierclassen geformt. Dieselben besitzen, soweit mir bekannt, durchweg starre Fortsätze, weshalb sie von Kolliker¹⁾ als „Strahlencellen“ bezeichnet worden sind. Kolliker betrachtete jedoch die Strahlencellen nicht als die reifen Samenkörperchen, obgleich er dieselben als wesentlich für den Samen erkannte, sondern war geneigt, dieselben nur als Entwicklungsstadien der letzteren anzusehen, hauptsächlich wohl unter dem Einflusse des damaligen Standes der Kenntnisse. Da man nur fadenförmige Zoospermien kannte, musste man eine solche Ausnahme für unmöglich halten, zumal mit Rücksicht auf die Beobachtung von Siebold's²⁾, dass die Samenkörper von *Mysis* (damals zu den *Macruren* gestellt) ebenfalls fadenförmig sind. Kolliker's Vermuthung wurde noch durch die Thatsache bestärkt, dass er im *Vas deferens* von *Dromia Rumphii* fadenförmige Gebilde fand, welche den Samenkörperchen der meisten übrigen Thiere in ihrer Form ungemein ähnlich waren. Dass sich die Strahlencellen vielleicht erst während der Begattung (Kolliker oder im weiblichen Körper, überhaupt ausserhalb des *Vas deferens* zur Reife entwickelten, wurde auch von Leydig³⁾, Hallez⁴⁾ und P. Mayer⁵⁾ als höchst wahrscheinlich angenommen. Während sich P. Mayer auf keinen weiteren Anhaltspunkt für diese Ansicht stützte, Leydig ähnliche Verhältnisse, wie sie sich bei *Ixodes*, *Cypris* finden sollen, in Anschlag brachte, will Hallez sich davon überzeugt haben, dass sich bei *Carcinus maenas* die Strahlencellen im weiblichen Körper weiter entwickeln, dass sie sich verlängern und endlich spindelförmig werden. Er glaubt sogar, dass diese Fäden schliesslich die Fadenform und Beweglichkeit erlangten.

Ich nenne die Strahlencellen geradezu Samenkörperchen, da, abgesehen von der geringen Beweiskraft der Beobachtung Koll-

¹⁾ Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtsverhältnisse etc., Berlin 1841, p. 7. und: Die Bildung der Samenfäden in Bläschen. Neue Denkschr. d. allg. schweiz. Ges. f. d. ges. Naturwiss., Bd. VIII, 1847.

²⁾ Fernere Beobachtungen über die Spermatozoen der wirbellosen Thiere. Müller's Archiv 1837.

³⁾ Lehrbuch der Histologie. Frankfurt a. M. 1857, p. 535.

⁴⁾ Note sur le développement des spermatozoïdes des Décapodes brachyures. Compt. rend. 1874, Bd. 79, p. 243.

⁵⁾ Zur Entwicklungsgeschichte der Dekapoden. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. XI, Bd., p. 203.

liker's bei *Dromia*, worauf schon R. Leuckart¹⁾ hinwies, ich gar keine Beobachtung zur Verfügung habe, dass die Strahlencellen wirklich in einzelne fadenförmige Spermatozoen zerfielen. Schon von vornherein erscheint es mir als nicht leicht fasslich, dass die Reifung der Samenkörper erst im weiblichen Körper vor sich gehen sollte. Schwerer fällt jedoch die Beobachtung in's Gewicht, dass ich in der Bursa copulatrix von *Maja Squinado* und *Eriphia spinifrons* die Strahlencellen in ihrer Form wiederfand, welche sie im Vas deferens besitzen. Auch brachte mir der Zufall ein Weibchen von *Astacus* in die Hände, das eben im Eierlegen begriffen war. Das Secret, welches die Eier an die Abdominalfüsse des Mutterthieres befestigt, war noch schleimig, noch nicht erstarrt. Ich untersuchte die Eier und das sie umgebende Secret, ob nicht etwa Samenkörperchen anzutreffen wären, und fand selbe auch in ihrer bekannten Form im Secrete vor. Damit ist die letzte Stütze für die Ansicht, dass die Strahlencellen nicht die reifen Samenkörperchen wären, gefallen. Schon Leuckart²⁾ fand die Samenkörperchen gleichfalls in der Strahlencellenform in den weiblichen Leitungswegen und ebenso Chantran³⁾ im Secrete der Kittdrüsen, das die Eier umhüllt.

Die eigenthümliche Gestaltung der Samenkörperchen der Dekapoden darf uns nicht auffallen, wenn wir bedenken, dass auch in anderen Abtheilungen des Thierreiches eigenthümlich geformte Zoospermien sich finden, die man als reif anzusehen vollen Grund hatte (Nematoden). Die Unbeweglichkeit der Strahlen kann nichts gegen die Ansicht beweisen, dass die Strahlencellen die reifen Samenkörperchen sind. Denn man kannte die der Fortsätze überhaupt entbehrenden Samenkörperchen der Nematoden, und andererseits eine Menge fadenförmiger Spermatozoen, an denen man keine Bewegung wahrzunehmen im Stande war.

Ueberdies ist die Starrheit der Strahlen der Dekapoden-Samenkörper nicht so zu fassen, dass dieselben vollkommen unbeweglich wären; vielmehr wurde schon von Owsjannikow⁴⁾ die Beobachtung gemacht, dass sich Strahlen einziehen, und auch

¹⁾ Artikel: „Zzeugung“ im Handwörterbuch d. Physiologie v. R. Wagner. IV. Bd. 1853, p. 843.

²⁾ a. a. O. p. 843.

³⁾ Sur la fécondation des Écrevisses. Compt. rends 1872. Bd. 74, p. 201 und 202.

⁴⁾ Ueber die Entwicklung und den Bau der Samenkörperchen der Fische. Bulletin de l'Acad. de St. Petersbourg. T. XIII. 1869, p. 247.

einige Bilder, die ich vor Augen hatte, lassen mit Bestimmtheit darauf schliessen, dass die Strahlen lebendes Protoplasma sind und gleichsam in Ruhe verharrende amöboide Fortsätze darstellen. Auch da, wo, wie bei *Squilla mantis*, keine Strahlen an den Spermatozoen sind, streckt das den Samenkopf umgebende Protoplasma unter Umständen sehr zahlreiche Fortsätze aus, und wird so das zuerst kugelige Samenkörperchen zu einer Strahlencelle mit allerdings nach allen Richtungen ausgehenden Strahlen (Taf. III, Fig. 8). Endlich entstehen die Strahlen, wie später gezeigt werden wird, durch Ausstrecken von amöboiden Fortsätzen von Seite des Protoplasmas der Samenzellen.

Uebergehend zur Beschreibung der Samenkörperchen und zur Darstellung ihrer Entwicklung, werde ich bei den einfachst gebauten beginnen. Ich werde dabei stets die Bezeichnung „Samenkopf“ nur für den aus dem Kerne der Samenzelle hervorgegangenen Theil des Samenkörperchens verwenden, das den Kopf umgebende Zellprotoplasma als den „Körper“ des Zoosperms bezeichnen und für die Fortsätze den von Kolliker gebrauchten Ausdruck „Strahlen“ beibehalten.

Den einfachsten Bau, damit zusammenhängend auch die einfachste Form, zeigen die Samenkörperchen von *Squilla mantis* (Taf. III, Fig. 7 und 7'). Dieselben sind kugelig, und weisen im Innern einen mattglänzenden, ebenfalls kugelförmigen Körper auf. Dieser Körper färbt sich mit Carmin dunkelrosa, verhält sich gegenüber den Reagentien überhaupt wie ein Kern und ist demnach als Samenkopf anzusehen, was auch die Entwicklungsgeschichte bestätigen wird. Fortsätze fehlen.

Hieran reihen sich unter den von mir untersuchten Formen die Samenkörperchen der Cariden an, die, soweit ich sie nach den wenigen Formen, welche mir zur Untersuchung vorlagen, kenne, gleich gebaut sind. Sie sehen nagelförmig aus, haben einen schalenförmigen (*Alpheus ruber*, [Taf. IV, Fig. 43], *Palaemon rectirostris* [Taf. III, Fig. 14 und 15], *Virbius viridis* [Taf. IV, Fig. 44], oder halbkugeligen Körper (*Athanas nitescens* [Taf. IV, Fig. 45]), welcher den gleichgestalteten Kopf einschliesst. An der Spitze der nach unten gerichteten Wölbung trägt der Körper einen spitzen Fortsatz, der bei *Palaemon* von bedeutender Länge und Stärke, den Durchmesser des Körpers übertrifft, bei *Alpheus*, *Virbius* und *Athanas* dagegen kurz und scharf zugespitzt ist. Diese einzige, am unteren (hinteren) Pole des Samenkörperchens gelegene Spitze kann wohl nur als

ein rudimentärer Schwanz angesehen werden, und erscheint daher als ererbt von den fadenförmigen Spermatozoen der Mysideen, dem Faden der letzteren homolog.

Davon, dass der Samenkopf allseits von dem den Körper repräsentirenden Protoplasma umschlossen ist, kann man sich an den Samenkörperchen von *Palaemon* schon im frischen Zustande leicht überzeugen, an dem man häufig eine dünne Hülle um den Samenkopf erkennen kann. Diese Hülle ist jedoch viel sicherer nachzuweisen, wenn man die Samenkörperchen mit Osmiumsäure und Carmin behandelt; es färbt sich dann der Samenkopf rosa, während das ihn umgebende Protoplasma ungefärbt bleibt. Aus dem gleichzeitigen Befunde, dass der Samenkopf, von der Seite gesehen, überall gleich roth erscheint, muss ich schliessen, dass gegen den unteren Pol zu die Samenkopfmasse dichter wird, sich also stärker gefärbt hat, und so der oben viel breiteren Protoplasmaschichte an Intensität der Farbe gleichkommt.

Hier schliesse ich die Samenkörper der *Astaciden* an, die schon die Strahlencellenform zeigen. Unter denselben sind die von *Astacus* die grössten, und werde ich daher mit diesen beginnen.

Die in der Grösse ziemlich stark variirenden Samenkörper von *Astacus* (Taf. III, Fig. 32 und 33), die, nebenbei bemerkt, auch die grössten unter allen mir bekannten Dekapodenspermatozoen sind, haben einen ellipsoidischen Körper, in welchem der napfartige Samenkopf gelegen ist. Wie schon die Bezeichnung „napfartig“ besagt, ist derselbe unten geschlossen, oben offen; der obere Rand des Napfes ist nach innen eingestülpt und an der Innenseite der Wand angelegt, die untere Wand nach innen stark vorgewölbt. Die Seitenwand besitzt in ihrem unteren Theile eine grössere Dicke, und setzt sich dieser von dem nach der oberen Oeffnung des Kopfes zu convergirenden Theile durch eine vorspringende scharfe Kante ab; dieselbe ist in concentrisch geordneten Längsriefen eingefallen, so dass der Samenkopf einer sogenannten Guggelhupfform gleicht.

Der Samenkopf ist in dem Körper eingeschlossen, der membranartig den ersteren umgibt. An der Stelle, wo der Kopf an seiner Seitenwand die ringsherum laufende Kante zeigt, entspringt eine zweite Hülle (Taf. III, Fig. 35 ih), welche sich eng an den Samenkopf anlegt und im frischen Zustande schwer zu erkennen ist. Dasselbst findet sich auch eine Zone von körnigem Protoplasma. So ist der Samenkopf nach oben von einer doppelten Hülle um-

geben, deren Zustandekommen bei Besprechung der Entwicklung klar werden wird; nach unten ist jedoch nur eine Hülle vorhanden. Dadurch erklärt sich auch die Erscheinung, dass man manchmal, wenn man Samenkörperchen mit Wasser behandelt, wobei dieselben sich aufblähen, den Samenkopf heraustreten sieht, und zwar an der unteren Seite, an welcher demselben beim Vorhandensein einer einzigen Membran kein so grosser Widerstand entgegengesetzt wird, wie auf der entgegengesetzten Seite.

Im Samenkörper findet sich eine stärkere Protoplasmanhäufung an dem oberen Pole. Dieselbe scheint mit der inneren Hülle des Samenkopfes in ziemlich fester Verbindung zu stehen. Dies beweisen Bilder, die man erhält, wenn man Wasser zu den frischen Spermatozoen zusetzt. Man bekommt Bilder, wie Fig. 34 auf Taf. III zeigt, an denen der mittlere Theil der äusseren Hüllhaut noch fest an dem Samenkopf haftet, während sich sonst dieselbe abgehoben hat, und das Samenkörperchen von der Seite gesehen das Aussehen einer geflügelten Frucht besitzt, da durch das Wasser meist zugleich die Strahlen zerstört wurden. Quillt das Samenkörperchen stärker, so erhält man ganz eigenthümliche Bilder (Fig. 36). Die Zellwand hat sich abgehoben, nur da, wo die innere Hülle entspringt, geht eine ringförmige Leiste zur Kante des Samenkopfes, während nach oben die innere Hülle sich vorwölbt. Zugleich sieht man auch feine Fäden von der apicalen Protoplasmanhäufung zur inneren Hülle hinziehen. Diese Erscheinung ziehe ich als zweiten Beweis für die oben aufgestellte Behauptung von dem festen Anhaften dieses Theiles der äusseren Hülle heran.

Ich habe vielleicht etwas zu lange bei der Auseinandersetzung dieser Veränderungen der Samenkörperchen bei Wasserzusatz verharret. Doch ruft Wasserzusatz bei den ähnlich geformten Spermatozoen mancher Dekapoden zuweilen gleiche Bilder hervor, die insofern Aufschluss über den Bau derselben geben, als die gleichen Veränderungen bei gleicher Ursache auf einen gleichen Bau zurückzuschliessen gestatten, wo Kleinheit des Objectes eine directe Untersuchung kaum möglich macht.

Gewöhnlich sieht man neben dem Samenkopf in den Samenkörperchen von *Astacus fluvialis* noch einen stark glänzenden Körper (Taf. III, Fig. 33). Derselbe färbt sich nicht mit Carmin. Ich muss denselben für einen ganz unwesentlichen Bestandtheil ansehen, da er nicht nur häufig fehlt, sondern manchmal auch nur aussen dem Samenkörperchen angelagert ist. In den Samenkörpern von *Astacus leptodactylus* fand ich diesen glänzenden Körper nie.

Etwas oberhalb der Stelle, wo die äussere Hülle sich an die Kante des Samenkopfes heftet, entspringen die Strahlen, die von verschiedener Länge sind, und auch in der Zahl schwanken. Ich fand 5—28 solche Fortsätze vor.

Bei *Homarus vulgaris* sind die Spermatozoen (Taf. IV, Fig. 46) cylindrisch. In der Mitte des mattglänzenden Cylinders verläuft ein dunkler Streifen, der von der Wand des Cylinders am apicalen Pole entspringt und sich verschmälernd gegen einen hellen Zapfen hinein fortsetzt. Der cylindrische Körper und der Mittelstreifen färben sich mit Carmin dunkelroth und gehören also dem Samenkopf an, welcher noch eine Hülle um sich hat, die bei aufgeblähten Spermatozoen sich abhebt. Unten an dem cylindrischen Körper sitzt ein kleiner Hügel von körnig aussehendem Protoplasma (mz) und an der Stelle, wo beide genannten Theile des Samenkörperchens zusammenstossen, entspringen unter gleichen Winkeln drei Strahlen, die wagrecht oder etwas schräg nach unten von dem Spermatozoenkörper abstehen.

Die Dreizahl der Strahlen und den kleinen Protoplasmanhang, den ich fortan als den „Mittelzapfen“ bezeichnen werde, hebe ich nochmals hervor, da ich daran weiters anknüpfen werde.

An die Samenkörper von *Homarus* schliessen sich die der Galatheiden an, an welche sich wieder einerseits die der Paguriden, andererseits die der Notopoden anreihen lassen, die den Uebergang zu den Samenkörperchen der übrigen Brachyuren bilden.

Die Samenkörperchen von *Galathea squamifera* (Taf. IV, Fig. 19), die wohl zu den zierlichsten gehören, haben einen spitzkegelförmigen Körper, der, genauer betrachtet, eine schwache Einbuchtung zeigt. An demselben hängt nach unten ein eiförmiger, wie höckeriger Mittelzapfen, und an der Verbindungsstelle beider Theile entspringen drei Strahlen, die in schwachem Bogen nach unten ragen. Färbt man, so überzeugt man sich, dass nur der untere breitere Theil des oberen Kegels sich mit Carmin heftig roth tingirt, die Spitze dagegen ungefärbt bleibt. Der erstere Abschnitt ist daher der Samenkopf, das Ende gehört ausschliesslich dem Körper an, der auch den Kopf umhüllt.

Der Mittelzapfen und die Dreizahl der Strahlen erinnern sofort an die gleichen Vorkommnisse bei den Samenkörperchen von *Homarus* und sind auch von den Astacidenspermatozoen auf die der Galatheen vererbt, bei letzteren jedoch der Mittelzapfen mächtiger entwickelt.

Ganz gleich, nur Formverschiedenheiten bietend, sind die Samenkörperchen der *Paguriden* gebaut. Die von *Eupagurus Prideauxii* (Taf. III, Fig. 48 und 49) haben einen spitzkugelförmigen Körper, der drei Felder zeigt, zwei dunklere, welche durch ein mittleres, lichter getrennt werden. Am oberen Ende des Körpers findet sich eine kleine hervorragende Spitze, am unteren Ende hängt ein langer Mittelzapfen, der streifig erscheint und meist zerschlissen endigt; an der Fügungsstelle von letzterem und dem Kopf entspringen drei horizontal abstehende Strahlen. Was die Felderung des Kopfes anbetrifft, so rührt diese daher, dass bei dem letztern, welcher im Principe wie der von *Astacus* gebaut ist, die dichtesten, somit am stärksten das Licht brechende Eiweissmassen peripherisch angeordnet sind. Die beiden dunkleren Grenzstreifen zwischen den drei Feldern werden durch die eingestülpte obere Wand des Samenkopfes hervorgerufen.

Die gleiche Form besitzen die Samenkörperchen von *Eupagurus meticulosus*, nur sind sie etwas gedrungener.

Bei den Samenkörpern von *Paguristes maculatus* (Taf. III, Fig. 58) sieht der Kopf mit dem oberen Ende des Körpers einer griechischen Kuppel ähnlich; er zeigt ebenfalls die Streifung. Der Mittelzapfen ist auch vorhanden, nur kürzer, und die drei Strahlen stehen in flachem Bogen nach unten ab.

Die Samenkörperchen von *Palinurus vulgaris* (Taf. IV, Fig. 15 und 16) haben einen kugligen, an der unteren Seite etwas abgeflachten Körper. In diesem und zwar am unteren Ende des sonst wasserhellen, nur von einer dunkleren Contour begrenzten Körpers liegt der Samenkopf, der kuchenartig gestaltet ist. Die Strahlen fand ich in der Zweizahl, häufig jedoch in der Dreizahl vor, und halte ich letztere für das Normale. Dieselben entspringen in der Mitte des Körpers. Bei dem Mangel an Entwicklungsstadien kann ich nicht mit Bestimmtheit behaupten, dass das Samenkörperchen so, wie ich es orientirt habe, auch richtig orientirt ist; die grösseren Verschiedenheiten in der Form von den Spermatozoen der nächsten Verwandten, die ich untersuchte, lassen nichts in dieser Hinsicht entscheiden.

Die *Thalassiniden*, von denen ich *Gebia littoralis* (Taf. IV, Fig. 42) und *Callinaxis adriatica* (Taf. IV, Fig. 40) untersuchte, haben halbkugelige Spermatozoen mit meist drei kurzen Strahlen. Sie schliessen sich daher einigermaßen an die Samenkörper des Hummers an, es fehlt ihnen jedoch der Mittelzapfen.

Die Samenkörperchen der *Porcellana platycheles* (Taf. IV, Fig. 50) besitzen genau denselben Bau wie die von *Galathea*. Auf den kleinen, eine Einbuchtung zeigenden Kopf folgt ein schmaler Abschnitt, von dem drei äusserst lange Strahlen entspringen. Zwischen den Strahlen hängt ein Mittelzapfen (mz). Bei *Porcellana longicornis* dagegen (Taf. IV, Fig. 47) sah ich keinen deutlichen Mittelzapfen; wohl aber fand ich bei einigen Spermatozoen an derselben Stelle, wo sonst der Mittelzapfen zu sein pflegt, ein glänzendes Körperchen, welches ich als den Mittelzapfen ansehen möchte, der sich in rudimentärem Zustande zeitweise erhält. Auch sah ich bei den Samenkörperchen dieser *Porcellana*-Art nur zwei Strahlen, die hier noch länger als bei den Spermatozoen der zuerst genannten Art waren. Doch glaube ich, dass die Dreizahl der Strahlen auch für die Spermatozoen dieser Art gelten wird, und nur eine Verklebung von zwei Strahlen stattfindet: dafür spräche auch, dass der eine Strahl stets dicker als der andere ist.

Ziemlich treu finden wir die Form der *Galathea*spermatozoen bei den Samenkörperchen der *Ethusa mascarone* ausgeprägt (Taf. IV, Fig. 17 und 18). Der Körper des Samenkörperchens ist kegelförmig: er ist wie bei *Galathea* gebaut; an ihn setzt sich ein breiter Fortsatz an, von dessen unteren Enden die drei Strahlen entspringen, die schräg nach abwärts abstehen. Dieser basale Fortsatz, den ich „Strahlenträger“ nennen will, entspricht morphologisch nicht dem Mittelzapfen, wohl aber demselben Stück, das sich an den Kopf der *Porcellana*spermatozoen unten anfügt.

Interessant ist es, dass ein Mittelzapfen entwicklungsgeschichtlich wiederholt wird (Fig. 17'), und gibt dieser Befund einen guten Anhaltspunkt, die nahe Verwandtschaft der *Ethusa*spermatozoen mit denen von *Galathea* festzustellen, indem bei ersteren der Mittelzapfen sich rückbildet. So ist der Uebergang zu den übrigen Brachyuren — Samenkörperchen gegeben.

Von den Zoospermien der übrigen Notopoden will ich noch die von *Dromia vulgaris* (Fig. 21 und 22) beschreiben. Dieselben haben einen kuchenförmigen Körper, in welchem der gleichgeformte Kopf gelegen ist. Ein Mittelzapfen fehlt vollständig. Doch zeigt sich an der Unterseite des Samenkopfes eine dicke Protoplasmaschichte, die bei der abgeflachten Form der *Dromia*zoospermien dem Strahlenträger der Samenkörperchen von *Ethusa*

homolog zu setzen ist. An dem unteren Ende des Trägers entspringen drei kurze Strahlen. Von oben gesehen zeigt das Samenkörperchen von *Dromia* einen Ring, der die Einstülpungsstelle des Samenkopfes bezeichnet, wo dessen Inhalt nur vom Zelleibe begrenzt ist.

Aus der Gruppe der Oxystomen hatte ich nur Gelegenheit *Ilia nucleus* zu untersuchen. Die kleinen Samenkörperchen (Taf. IV, Fig. 20) ähneln denen von *Ethusa*. Nur fehlt ein dem Strahlenträger entsprechendes Stück, indem sich die gleichfalls in der Dreizahl vorhandenen langen Strahlen direct an den kurzen kegelförmigen Kopf ansetzen.

Von den Oxyrhynchen habe ich *Stenorhynchus phalangium*, *Inachus thoracicus*, *Maja Squinado*, *Lambrus angulifrons* und *Eurynome aspera* auf ihre Samenkörperchen untersucht.

Die Samenkörperchen von *Stenorhynchus phalangium* (Fig. 31 und 32) sind, von der Seite gesehen, kappenförmig, in der Ansicht von oben polygonal mit eben soviel Ecken, als Strahlen vorhanden sind. Der Samenkopf ist napfförmig, zeigt in der Mitte einen dunkleren Streifen, welcher nach Analogie mit den übrigen Spermatozoen von dem eingestülpten Theil der oberen Kopfwand herrührt. Während nach unten das Zellprotoplasma nur in dünner Schichte den Samenkopf überzieht, ist es an der oberen Seite kuppenartig darübergewölbt. Die Strahlen, die gewöhnlich in der Zahl 7—8 vorkommen, sind mittellang und stehen horizontal ab.

Ganz ähnlich sehen die Samenkörperchen von *Inachus* (Fig. 33 und 34) aus. Dieselben sind, seitlich gesehen, fast dreieckig, die Strahlen gedrungenener aber zahlreicher, nämlich 11—12.

Der Kopf der Spermatozoen von *Maja Squinado* (Fig. 23, 24, 25) ist halbkugelig, und zeigt in der Mitte wieder den dunkleren Streifen. Die Strahlen sind mittellang, hinsichtlich der Zahl meist vier oder fünf, und entspringen mit breiter Wurzel.

Bei *Lambrus angulifrons* (Fig. 41) ist der Spermatozoenkopf gleichfalls halbkugelig, die kurzen Strahlen meist in der Dreizahl vorhanden; doch kommen auch vier oder fünf Strahlen vor.

Durch äusserst dünne und lange Fortsätze zeichnen sich die Samenkörperchen von *Eurynome aspera* (Fig. 39) aus. Der Kopf ist flach halbkugelig, die Zahl der Strahlen beträgt 5—7.

Dieselben sind nach allen Richtungen gekrümmt, und zeigen auch noch die Eigenthümlichkeit, dass sie sich sehr häufig spalten.

Von den Cyclometopen sind bei *Pilumnus hirtellus* (Fig. 12 und 13) die Spermatozoen deshalb merkwürdig, weil hier wieder die Dreizahl der Strahlen constant auftritt. Auch muss hier schon hervorgehoben werden, dass sich in der Entwicklung wieder ein Mittelzapfen (Fig. 14) zeigt. Das constante Auftreten von drei Strahlen, das sich von den Oxyrhynchen aufwärts sonst nirgend mehr zeigt, sowie das Erscheinen eines Mittelzapfens in der Entwicklung wird als Rückschlag in die Stammform der Brachyuren-spermatozoen zu betrachten sein. Das merkwürdige Zusammenreffen dieser beiden Verhältnisse dürfte als eines mit dem anderen entstanden durch correlativen Rückschlag zu erklären sein.

Die Samenkörperchen von *Pilumnus* zeigen gewisse Eigenthümlichkeiten, die bei den Portuniden wieder ausgeprägter hervortreten. Von dem fast kugelrunden Körper entspringen nämlich die drei Strahlen mit sehr breiter Basis. Die Basen gehen in ihren Ursprüngen in einander über, und bilden so eine dreieckige Ausbreitung, an deren Enden je ein Strahl entspringt. Der Basaltheil jedes Strahles scheint kantenartig nach unten und oben vorzuspringen, und daher kommt es, dass man bei Flächenansichten der Spermatozoen auf jedem Schenkel des ersteren einen dunklen Streifen sieht, der sich gegen den Strahl hin verliert. Im Inneren des Kopfes ist der dunkle Streifen wieder deutlich sichtbar, und auch leicht zu bemerken, dass er in seiner Mitte abermals einen lichterem Streifen zeigt. Es ist dies wieder der eingestülpte Theil der oberen Wand des Spermatozoenkopfes.

Die Samenkörperchen von *Eriphia* (Taf. IV, Fig. 10 und 11) zeigen einen dicklinsenförmigen Körper, in welchem der rundliche Kopf liegt: dieser lässt abermals den doppelten Streifen erkennen, der hier deutlich am unteren Ende verdickt und nach aussen convex gebogen ist: beide dunkle Streifen weichen dadurch etwas von einander ab. Während jedoch bei den Oxyrhynchen die Strahlen in gleicher Ebene mit der unteren Fläche des Spermatozoenkörpers entspringen (*Stenorhynchus*, *Inachus*, *Maja*) oder wenig höher (*Lambrus*, *Eurynome*) gehen bei *Eriphia* und so bei allen Cyclometopen die Strahlen in der Mitte des Körpers oder wenig tiefer unter derselben aus. Die Strahlen sind bei *Eriphia* ziemlich lang, ihre Zahl variirt zwischen 8—16.

Bei den Portuniden (Taf. IV, Fig. 26—30) gestaltet sich der Körper der Spermatozoe um den Aequator des fast kugeligen Samenkopfes in Form eines flachen Ringes, von dessen Peripherie ganz kurze Fortsätze entspringen. Diese flache Ausbreitung des Zellkörpers ist nach oben gewölbt, die Ränder nach unten gebogen, und es erscheint das Samenkörperchen von der Seite gesehen wie das Dach eines Regenschirmes. Die Zahl der Strahlen beträgt bei *Portunus depurator* 13—15, bei *Carcinus maenas* 13—19.

Die Samenkörper der Catometopen schliessen sich zunächst an die der Portuniden an. Nur sind die Strahlen, die auch von einer ringförmigen Kante des Spermatozoenkörpers entspringen, lang. So finden wir es bei *Pinnotheres veterum* (Taf. IV, Fig. 37 und 38), bei dem die Zahl der Strahlen 9—12 beträgt. Ein ähnliches Aussehen besitzen die Spermatozoen von *Pachygrapsus marmoratus* (Fig. 35 und 36), bei welchen jedoch die Kante nicht so breit ist. Die Zahl der Strahlen ist hier 12—15.

Was die Entwicklung der Samenkörperchen anlangt, zu deren Darstellung ich nun übergehe, so kann ich wieder mit den Spermatozoen von *Squilla mantis* beginnen, da sie hier die einfachste ist. Die grossen Zellen des Hodens theilen sich; oft genug hat man Gelegenheit, die Kernspindeln zu sehen: die Theilung schreitet fort bis zu Zellen, welche die Grösse der Spermatozoen haben. Diese Zellen, die ich mit Rücksicht auf den Umstand, dass eine jede sich in eine Spermatozoe umwandelt, als Samenzelle bezeichnen will, haben einen runden Kern mit zahlreichen Kernkörperchen, welcher von wenig feinkörnigem Protoplasma umgeben ist (Taf. III, Fig. 1). Wenn die Entwicklung der Spermatozoe beginnt, so sammelt sich die Kernsubstanzen scheidelförmig mit der grössten Dicke gegen den Pol, an dem später der junge Samenkopf liegt, in der Peripherie des Kernes an (Fig. 2). Darauf ballt sich die angesammelte Kernsubstanzen an dem Pole, wo dieselbe die bedeutendste Dicke hat, halbkugelig zusammen und trennt sich von dem mehr flüssigen Kerntheile ab (Fig. 6). Die ausgetretene Kernsubstanzen hat das körnige Aussehen verloren, ist glänzend und homogen geworden und nimmt nun wahrscheinlich die flüssigen Kerntheile auf, wird dabei grösser, während der Kernrest verschwindet. Nach der vollständigen Aufnahme dieses Restes hat der Samenkopf die Kugelform angenommen und ist in die Mitte der Zelle gerückt; das

Zellprotoplasma hat während dieser Zeit das körnelige Aussehen verloren und ein homogenes Aussehen gewonnen. Strahlen werden keine gebildet.

Von den Spermatozoen der Cariden habe ich nur von *Palaemon rectirostris* einige Entwicklungsstadien gefunden. Auch hier sammelt sich die Kernsubstanz an dem einen Pole an (Fig. 10, Taf. III) und nimmt höchst wahrscheinlich ganz ähmlich, wie bei *Squilla*, den flüssigen Kernrest auf. Dass die blasse neben dem Eiweissklümpchen gelegene Kugel Kernrest ist, geht aus der Färbung mit Carmin hervor, indem sich dieselbe rosa färbt, während die ausgetretene Kernsubstanz tiefroth wird, der Zelleib ungefärbt bleibt.

An der Stelle, wo die Spitze entsteht, ist das Protoplasma des Zelleibes dunkler (Fig. 14 dz.). Hier sprosst ein kleiner Fortsatz, der immer länger wird, bis er endlich den Durchmesser des Körpers des Samenkörperchens an Länge übertrifft. Der Kopf flacht sich ab und wird so beinahe schalenförmig.

Viel vollständiger gelang es mir, die Entwicklung der Spermatozoen der *Galathea* und der Paguriden zu verfolgen, die ich vereint besprechen will. Die Beobachtungen wurden an *Galathea squamifera*, *Paguristes maculatus* und *Eupagurus Prideauxii* gemacht.

Ich werde die Entwicklung der Spermatozoen von *Paguristes maculatus* vorausschicken. Die grossen Zellen des Hodens theilen sich bis zu Zellen von 0.011 mm. im Durchmesser; letztere besitzen ein feinkörniges blasses Protoplasma und einen grossen blassen, mit zahlreichen Kernkörperchen versehenen Kern. Das nächste Stadium zeigt neben dem Kern ein glänzendes ovoides Körperchen (Taf. III, Fig. 50 sk). Im Kerne sind jetzt keine Kernkörperchen zu erkennen. Zwischen Kern und dem Nebenkörper liegt eine dünne Schichte Protoplasma, und in derselben Ebene auch ein dunkler Ring (Fig. 51 dz.), der wohl durch eine Verdichtung des Protoplasmas entstanden ist. Diesen Ring, auf den wir noch öfter zu reden kommen, will ich stets als „dunkle Zone“ bezeichnen. Färbt man mit Carmin ein Samenkörperchen in diesem Stadium, so tingirt sich der Nebenkörper heftig roth, der Kern rosa, während der Zellinhalt blass bleibt und nur jene dunkle Zone eine schwachrosenrothe Farbe annimmt.

In diesem Stadium sind bereits alle wesentlichen Theile der Spermatozoe angelegt. Aus dem glänzenden Nebenkörper entsteht der Samenkopf: der Theil der Zelle, welcher den Kern der Samen-

zelle einschliesst, wird zum Mittelzapfen, und die dunkle Zone bezeichnet die Stelle, an welcher die Strahlen entstehen.

Im Laufe der weiteren Entwicklung wächst der Nebenkörper immerwährend, wogegen der Kern an Grösse abnimmt. Bis zu dem Stadium, wo der Kern der Samenzelle und der Nebenkörper einander in der Grösse gleichen, ist der letztere noch glänzend (Fig. 52). Mit dem weiteren Wachsthum verliert er jedoch den starken Glanz. Dies Anwachsen des Kernes und sein späteres Blässerwerden erkläre ich mir so, dass der Samenkopf zuerst die festeren, eiweissreichsten Theile des Kernes aufzehrt, und später den flüssigeren Kernrest aufnimmt. Dabei bleibt im Samenkopf das Protoplasma am dichtesten an den Wänden, wie aus späteren Stadien hervorgeht.

Der Samenkopf ist jetzt etwas mehr wie halbkugelig und an ihm hängt ein kleiner blasser, ebenfalls halbkugelförmiger Körper. Nun verdickt sich am apicalen Pole die Wand des Samenkopfes, während der an demselben hängende halbkugelige Körper unregelmässig begrenzt ist (Fig. 54). Die Stelle, wo sich am Spermatozoonkopf die Verdickung zeigt, stülpt sich nach innen ein. Die Einstülpung geht tiefer und reisst endlich am untersten Ende durch. Zu derselben Zeit sprossen die Strahlen, während der untere Anhang immer mehr sich in die Länge streckt und die Form des Mittelzapfens der reifen Spermatozoe annimmt.

Ueber dem eingestülpten apikalen Ende des Samenkopfes, der ja allseits von dem Zelleib eingeschlossen ist, hebt sich dieser letztere zu einer Spitze empor (Fig. 57). Gleichzeitig verschmälert sich das obere Ende des Samenkopfes, und stülpt sich die Wand noch tiefer ein. Indem die Strahlen länger werden und der Mittelzapfen sich streckt, erlangen die Spermatozoen die definitive Form.

Bei der Entwicklung kommen indessen kleine Unregelmässigkeiten vor. So können z. B. die Strahlen bereits eine ansehnliche Länge erreicht haben, während die obere Wand des Samenkopfes sich erst verdickt zeigt.

Zu bemerken ist noch, dass gegenüber früheren Stadien der Samenkopf kleiner geworden ist; da er an Glanz wieder gewonnen hat, so muss er flüssigere Theile abgegeben haben. Dass der Samenkopf auch noch im reifen Zustande vom Zelleib umschlossen ist, beweisen Samenkörperchen, zu welchen man Carmin zusetzt (Fig. 60). Dabei tritt der sich stark tingirende Kopf deutlich hervor, und das im Leben eng anliegende Protoplasma des Zelleibes hebt sich

ab; es lässt sich so der Antheil, den der Zelleib am Aufbau des kuppelförmigen Körpers nimmt, bestimmen. Bei dieser Behandlung quillt der Mittelzapfen auf, während die Strahlen verschwinden.

Bei *Eupagurns Prideauxii* gelang es mir, die ersten Stadien der Entwicklung der Samenkörper zu Gesicht zu bekommen. Die Samenmutterzellen, die sich durch den Besitz von grossen Eiweissklumpen im Zelleibe auszeichnen (Fig. 37), theilen sich, bis zu Zellen, aus denen die Spermatozoe sich bildet. Diese Samenzelle besitzt einen blassen Kern und der Zellinhalt hat noch immer die Eiweissklumpen. Bald tritt neben dem Kern ein kleiner, nach aussen convexer schalenförmiger Körper auf (Fig. 38), der sich mit Carmin heftig roth färbt, während der Kern sich rosa tingirt. Diesen kleinen Körper gelang es mir nur nach Zusatz von $\frac{1}{2}$ procentiger Osmiumsäure nachzuweisen. Bei dieser Behandlung sieht man auch, dass der glänzende Körper von einem hellen Hof umgeben ist. Dieser Hof ist allseitig vom Zellinhalt begrenzt und auch zwischen Kern und Nebenkörper findet sich eine dünne Protoplasmaschichte.

Der glänzende Nebenkörper wächst heran, während der Kern sich verkleinert. Der Zellinhalt wird während dieser Zeit mehr homogen und nun bemerkt man wieder die dunkle Zone um die Stelle, wo Kern und Nebenkörper an einander grenzen (Fig. 40 dz). Besonders klare Bilder geben mit Osmiumsäure behandelte Samenzellen.

Weiter verläuft die Entwicklung wie bei *Paguristes*. Der Spermatozookopf wird grösser, aber blässer, während er bei vollendeter Reife an Glanz gewinnt, an Grösse jedoch etwas abnimmt. Auch hier kann ich diese Erscheinung nur auf die früher bei *Paguristes* erwähnte Weise erklären. Endlich tritt die Einstülpung (Fig. 47) der oberen Samenkopfwand ein, der Mittelzapfen streckt sich in die Länge und die Strahlen sprossen an der Stelle, wo die dunkle Zone sich bildete.

Auf ganz gleiche Weise, so viel ich nach wenigen Bildern zu schliessen vermag, geht die Entwicklung der Samenkörperchen von *Galathea squamifera* vor sich, und ist nur zu bemerken, dass der Samenkopf anfangs sehr breit, wie bei den reifen *Paguristes*-Spermatozoen gestaltet ist und erst später jene spitzkegelförmige Form erlangt.

Uebereinstimmend mit der eben geschilderten Entwicklung der *Pagurensamenkörperchen* geht auch die der Spermatozoen der *Brachyuren* vor sich, die ich am genauesten bei *Eriphia*

spinifrons verfolgte. Das Besehen der gegebenen Abbildungen wird die Aehnlichkeit der Bilder mit denen von *Paguristes* oder *Eupagurus* sofort wach rufen. Deutlicher habe ich mich hier überzeugt, dass ein Durchriss der oberen Samenkopfwand statthat, da der Samenkopf in diesen Stadium häufig eingesunken erscheint (Taf. IV, Fig. 5, 6, 7), und die Wand desselben bei der Ansicht von oben in zahlreiche Falten gelegt ist.

Ein Theil des Zelleibes, der demjenigen homolog ist, welcher bei den Pagurenspermatozoen den Mittelzapfen liefert, ist gering und kommt ein solcher nie zur Ausbildung. Doch erinnert das Stadium, wo die untere Masse des Zelleibes noch deutlich zu beobachten ist (Taf. IV, Fig. 6), an die reifen Spermatozoen von *Dromia* (Taf. IV, Fig. 21) mit ihrem breiten Strahlenträger, und kann man dieses Entwicklungsstadium geradezu als das *Dromia*-stadium bezeichnen.

Diese Auffassung wird um so mehr Berechtigung haben, wenn wir bei dem nahe verwandten *Pilumnus* die Spermatozoen Stadien durchlaufen sehen, die den Samenkörperchen von *Galathea* ähnlich sind. Es findet sich hier nämlich eine Stufe, wo ein deutlicher Mittelzapfen vorhanden ist. Ein solcher tritt auch, wie bereits hervorgehoben wurde, bei den jungen Spermatozoen von *Ethusa mascarone* auf, wo er bei den reifen Samenkörperchen vollständig fehlt.

Etwas länger will ich wieder bei den Spermatozoen von *Astacus* verweilen, da hier wegen der bedeutenden Grösse die Verhältnisse leichter zu beobachten sind. Auch werde ich hiebei noch einige bei den anderen Dekapoden beobachtete und früher nicht erwähnte Vorkommnisse nachtragen.

Die grossen Zellen des Hodens von *Astacus* zeigen vor der Theilung ein eigenthümliches Aussehen. Vor Allem ist der Kern strahlig von seiner Substanz durchzogen; das Protoplasma der Zelle ist blass und in dasselbe eingelagert findet sich ein kleiner, halbkugelig Körper von mattem Glanze (Taf. III, Fig. 16); derselbe gerinnt bei Zusatz von Essigsäure und scheint ein Eiweisskörper zu sein. Einen solchen Körper fand ich auch in den reifen Spermatoblasten von *Eupagurus Prideauxii* und *Eriphia spinifrons*. Bei den Spermatoblasten von *Eupagurus* fand ich im Kerne die strahlige Anordnung der Substanz desselben ebenfalls vor. Welche Bedeutung dieser Körper hat, kann ich nicht sagen. Doch möchte ich die Vermuthung aussprechen, dass er ein Theil des Kernes des Sperma-

blasten ist, der vor der Theilung, oder bei erlangter Reife der Hodenzellen ausgestossen wird. Wenigstens hatte ich Bilder vor Augen, wo dieser Körper einmal nah am Kerne gelegen war, ein andermal weit von demselben entfernt in der Nähe der Zellgrenze lag. Auch sah ich bei *Homarus* Spermatoblasten, neben deren Kernen ein ähnlicher — wie bei *Astacus* beschriebener — Nebenkörper lag, welcher durch Fäden mit dem Kerne zusammenzuhängen schien.

Der sichere Nachweis über die Abstammung dieses Körpers muss daher noch weiteren Untersuchungen überlassen werden. Ich hebe hier nur noch hervor, dass auch Bütschli¹⁾ in dem Blutkörperchen vom Frosche einen Nebenkörper ausser dem Kern beschrieb, der diesem Nebenkörper der Spermatoblasten entsprechen dürfte. Bütschli enthält sich jedoch eine Vermuthung über die Bedeutung desselben auszusprechen.

Die grossen Hodenzellen von *Astacus* theilen sich nun, und häufig genug hat man Gelegenheit, die grossen Kernspindeln zu beobachten (Fig. 17). Die Theilung schreitet fort bis zu Zellen von 0.022 mm im Durchmesser. Den Kern in den Zellen angeführter Grösse fand ich stets excentrisch gelegen und abgeplattet, und neben diesem eine Vacuole, welche gleichfalls excentrisch gelegen war. Wie diese Vacuole entsteht, gelang mir nicht mit Sicherheit nachzuweisen; ob sich diese Flüssigkeitsansammlung neben dem Kerne intracellulär bildet, oder ob nicht der Kernsaft, aus dem Kerne ausgestossen, dieser Vacuole die Entstehung gibt, muss unentschieden bleiben. Doch halte ich beinahe das Letztere für das richtigere, wofür ich das nur einmal beobachtete Bild, welches auf Taf. III, Fig. 18 wiedergegeben ist, anführe; dazu kommt noch die bedeutendere Grösse des Kernes in diesem Stadium verglichen mit dem nächsten, von mir abgebildeten.

Die Vacuole erlangt eine bedeutende Grösse und es erscheint an derselben, und zwar an deren dem Kerne zugewendeten Pole ein glänzendes Klümpchen (Fig. 20), das sich mit Carmin heftig roth färbt und sich auch sonst wie ein Eiweisskörper verhält. Das Protoplasma des Zelleibes zeigt schon jetzt eine bestimmte Anordnung, auf welche der complicirte Bau der reifen Spermatozoe zurückzuführen ist. Wir finden nämlich um die Vacuole aller-

¹⁾ Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. Frankfurt a. M. 1876, p. 49.

seits eine Protoplasmaschichte, die an der nach dem Kerne hinsehenden und der entgegengesetzten Seite dünn ist, sonst jedoch eine ziemliche Dicke besitzt. Auch der Kern, der von einem helleren Flüssigkeitsraum umgeben ist, ist allseits von einer Protoplasmaschichte eingeschlossen.

Das Eiweissklümpchen beginnt sich über die Vacuole hinauszubreiten, während es gleichzeitig an Masse zunimmt. Es hat sich erst über die Hälfte der Vacuole hinübergezogen und verdickt sich schon in einer Zone (Fig. 24), die später die vorspringende Kante des reifen Samenkopfes bildet. Schliesslich wird die Vacuole ganz umwachsen. Der Kern ist mit diesem Stadium verschwunden, und nur ein heller Raum bezeichnet die Stelle, wo er lag (Fig. 25).

Der Samenkopf plattet sich jetzt nach seiner Höhenaxe etwas ab und die verdickte Kante prägt sich deutlicher aus. Darauf beginnt an der Unterseite sich die Wand des Samenkopfes einzustülpen (Fig. 26), und dasselbe thut die obere Wand, wobei die untere Einstülpung nochmals hervorgedrängt wird (Fig. 27). Endlich reisst die obere Einstülpung ein, was ich allerdings nicht direct beobachtete, wohl aber aus den Bildern mit ziemlicher Sicherheit erschliessen kann. Bei diesem Einriss geht nicht nur die untere eingestülpte und nochmals hervorgetriebene Wand des Samenkopfes in die frühere Form zurück, sondern es sinkt auch die angespannte Seitenwand ein und legt sich in zahlreiche, concentrisch gestellte Falten (Fig. 30). Der Samenkopf nimmt nun seine oben beschriebene definitive Form an, indem die Einstülpung tiefer wird, und sich an die Seitenwand innen anlegt.

Sowie der Samenkopf seine definitive Gestalt besitzt, treibt das Protoplasma der Zelle an der Stelle, wo dasselbe die dicke Zone bildet, kleine Fortsätze (Fig. 30 und 31), die stets länger werden, bis sie endlich die oft bedeutende Länge der Strahlen der reifen Samenkörperchen erlangen.

Ueberblicken wir nun nochmals die Spermatozoen der Dekapoden, so finden wir, dass im Allgemeinen die Macruren verhältnismässig grössere Samenkörperchen haben als die Brachyuren, ferner, dass innerhalb einer Gruppe in der Regel die Grösse der Spermatozoen mit der Körpergrösse parallel geht, indem die grössten Spermatozoen dem grössten Vertreter der Gruppe angehören, und ihre Grösse mit der des Körpers abnimmt. Allerdings gibt es Ausnahmen, die indessen die Regel nicht aufheben können. — Ich habe zur Erläuterung dieser Resultate einige

Tabellen zusammengestellt. In diesen wurde von den Dimensionen des Körpers die Längendimension gewählt, und wenn sich auch gegen die ausschliessliche Verwendung dieser Manches einwenden lässt, so genügt dieselbe hier, und ist mancher Fehler damit eliminiert, dass nur immer die Glieder einer und derselben Gruppe zusammengestellt wurden, wo Breite und Höhe des Körpers im Ganzen und Grossen mit der Länge in nahezu gleichem Verhältnisse zu- und abnehmen.

Von den Spermatozoen wurde der Durchmesser des Kopfes als Mass gewählt, da dieser viel weniger unregelmässigen Variationen unterliegt als die Strahlen (Zahl und Länge derselben) und der Körper (Mittelzapfen, Strahlenträger).

Cariden.

Name des Thieres	Körper-Länge nach Heller ¹⁾	Diameter des Spermatozoen kopfes
<i>Palaemon rectirostris</i> . . .	2—2½"	0·012—0·014mm
<i>Alpheus ruber</i>	1½"	0·010—0·011mm
<i>Virbius viridis</i>	15—18"	0·007mm
<i>Athanas nitescens</i>	6—8"	0·005—0·0055mm

Cyclometopen.

<i>Eriphia spinifrons</i>	2—3"	0·004mm
<i>Carcinus maenas</i>	17"	0·00214mm
<i>Portunus depurator</i>	13—18"	kleiner
<i>Pilumnus hirtellus</i>	9"	0·0025—30mm (abweich.)

Oxyrhynchen.

<i>Maja Squinado</i>	6½"	0·004—0·005mm
<i>Lambrus angulifrons</i> . . .	1"	0·00268 (abweichend)
<i>Inachus thoracicus</i>	11"	0·004mm
<i>Stenorhynchus phalangium</i>	8"	kleiner
<i>Eurynome aspera</i>	6"	noch kleiner

Die eben beleuchtete Thatsache findet vielleicht ihre Erklärung darin, dass eine gewisse Anzahl von Zelleinheiten zum Aufbau eines Organismus einer bestimmten Organisationsstufe nothwendig ist. Somit kann bei verschiedenen grossen, dabei aber gleich hoch organisirten Individuen einer Gruppe die Menge der das Individuum aufbauenden Einheiten nicht unter ein gewisses Minimum herabsinken, welches bewirkt, dass die Einheiten kleiner werden müssen.

¹⁾ Die Crustaceen des südlichen Europa. Wien 1863.

Ist schon die Grösse der Spermatozoen so variabel, so gilt dies in weit höherem Grade von der Gestalt; und zwar sind die Spermatozoen der Verwandten einander ähnlich, und ähneln einander um so mehr, je näher die Thiere verwandt sind und umgekehrt. Es kann somit der für die Samenkörperchen der Vertebraten gemachte Ausspruch R. Wagner's ¹⁾ als vollinhaltlich auch für die Spermatozoen der Dekapoden geltend unterschrieben werden: dass „in den Samenthieren sich immer ein bestimmter Classencharakter ausspricht, und es möglich ist, dass die specifische Verschiedenheit selbst bis auf die Arten fortgeht“.

Zum Beweise für die Richtigkeit desselben brauche ich nur die Cariden herauszugreifen, welche in ihrer eigenthümlichen Spermatozoenform übereinstimmen, und darauf hinzuweisen, wie die Samenkörper der nahen Verwandten Alphens, Virbius und Athanas wieder viel mehr einander in der Form ähneln und von denen des entfernter verwandten Palaemon sich unterscheiden; indessen muss ich hervorheben, dass bei jedem der genannten Genera die Samenkörper, von der Grösse abgesehen, auch anders gestaltet sind.

Ein weiteres Beispiel geben die Portuniden (Portunus und Carcinus), deren Spermatozoen unter einander übereinstimmen, dagegen von denen der Eriphiden abweichen.

Schliesslich verweise ich auf die Samenkörper von Homarus, welche zu den Galatheiden hinführen, von denen wieder einerseits die Spermatozoen der Paguriden, andererseits die der Notopoden abzuleiten sind, und hebe die interessante Thatsache nochmals hervor, dass die Spermatozoen des Brachyuren Ethusa Stadien durchlaufen, die mit denen der reifen Galatheenspermatozoen Aehnlichkeit haben. Es zeigen diese Verhältnisse die genetische Verwandtschaft aller dieser Formen an.

Gewiss ist es eine äusserst auffallende Thatsache, dass die Samenkörperchen so ausserordentlich variiren. Variationen finden auch, wenngleich in nicht so auffälliger Weise, bei den Eiern statt und gelten somit für beide Geschlechtsstoffe. Es wird sich nun darum handeln, eine Erklärung dieses „höchst merkwürdigen Verhältnisses für die Physiologie der Zeugung“ zu suchen. Dieselbe dürfte indess leicht gefunden sein, wenn wir festhalten, dass bei den Samenkörperchen, welche einfachen Zellen entsprechen, die

¹⁾ Die Genesis der Samenthierchen. Müller's Arch. 1836. p. 225.

Sätze des Darwinismus sich bewahrheiten. Vor Allem muss man die grosse Wichtigkeit, welche die Geschlechtsstoffe in der Erhaltung der Art besitzen, im Gedächtniss festhalten, besonders aber die Thatsache, dass keine Zelle des Organismus jemals eine solche Selbstständigkeit erlangt, wie die Geschlechtszelle, deren Thätigkeit erst beginnt, wenn sie sich von ihrem Entstehungsorte entfernt hat. Bei diesem Sichüberlassensein wird die Geschlechtszelle einem Kampf um's Dasein ausgesetzt sein, wie keine im Organismus verbleibende Zelle, und wird somit der natürlichen Zuchtwahl in hohem Masse unterliegen. Es wird so die allen organischen Gebilden zukommende Variabilität mit Rücksicht auf die Ermöglichung des Contactes eine Beschränkung erfahren, indem nur diejenigen Samenkörperchen und Eier die meiste Aussicht haben werden, sich zu erhalten, welche ohne ihren Schutzmitteln Eintrag zu thun, gegenseitig am besten angepasst sind.

Bei der Neuentstehung von Arten werden die Geschlechtsstoffe gleichfalls stark variirt haben. Es werden sich unter ihnen auch wieder nur diejenigen am besten erhalten haben, welche gegenseitig am besten angepasst waren, aber es wird noch ein anderes Moment züchtend hinzutreten sein. Es beruht dasselbe auf der bereits von R. Leuckart¹⁾ hervorgehobenen Thatsache, dass schon die verschiedenen moleculären Verhältnisse in den Keimproducten der verschiedenen Arten selbst dann, wenn die mechanische Schwierigkeit des Eindringens der Spermatozoe in das Ei einer anderen Art überwunden ist, eine regelmässige Entwicklung verhindern, sei es dass überhaupt nicht die ersten Embryonalstadien überschritten werden, oder dass in späten Stadien eine Unregelmässigkeit in der Entwicklung eintritt, oder sei es, dass zwar der Embryo vollkommen entwickelt wird, und sich auch nach der Geburt der junge Organismus weiter entwickelt, aber entweder selbst oder erst in seinen Nachkommen unfruchtbar wird. Unter diesen Umständen werden sich also nur diejenigen Formen von Samenkörperchen und Eiern am besten erhalten haben, die sich am weitesten in Form, Grösse etc. von den Spermatozoen und Eiern der Stammart entfernten. So können wir uns erklären, dass die Samenkörperchen und Eier selbst bei den Arten einer Gattung verschieden sind. Gleichzeitig können wir darin eine Schutz Einrichtung erkennen, durch welche einer Verbastardirung vorgebeugt wird dadurch, dass schon der Contact zwischen

¹⁾ Artikel „Zeugung“, p. 963.

den Geschlechtsstoffen unmöglich wird, indem die Samenkörperchen in ihrer Grösse und Gestalt Hindernisse finden, in das Ei einer anderen Art einzudringen.

Von ganz besonderem Nutzen muss eine solche Schutz Einrichtung in jenen Fällen sein, wenn die Geschlechtsfunctionen der Elternthiere sich auf Production der Keimstoffe beschränken und dieselben einfach frei in das Wasser gelangen lassen, wie z. B. bei den Cölenteraten. Denn es werden im Meere Samenkörperchen verschiedener Arten und Gattungen um die Eier verschiedener Arten herumschwärmen, und ist schon die Zahl der Umstände, welche die Keimstoffe zerstören, eine bedeutende, so würde, falls jede Spermatozoe in jedes Ei eindringen könnte, noch ein weiteres Hinderniss für die Fortpflanzung der Art erwachsen, welches die Eier durch ein solches Eindringen dem Einflusse einer Befruchtung durch die Samenkörperchen der eigenen Art entzüge, ein Hinderniss, das gewiss nicht zu unterschätzen ist. Dabei habe ich stillschweigend vorausgesetzt, dass auch bei den Cölenteraten die Samenkörperchen in jeder Art verschieden sind, was mit Rücksicht auf die Erfahrungen bei Vertebraten und Dekapoden als höchst wahrscheinlich erwartet werden kann.

Für jeden Fall finden gegenseitige Anpassungen zwischen Ei und Samenkörperchen statt, wie bereits Eimer ¹⁾ bemerkt hat. Dabei werden mit Rücksicht auf die Befruchtung die Hüllen des Eies viel wichtiger sein. Aber auch das Ei ist verschieden von dem einer anderen Art, nur sind die Unterschiede nicht so auffallend wie bei den Spermatozoen. Die letzteren haben gewiss mehr variirt, als die Eier, da sie das active Element bei der Befruchtung sind, ebenso wie die accessorischen Geschlechtscharaktere des Männchens viel variabler sind, als die des Weibchens.

Wenngleich man mit Rücksicht auf die Befruchtung Spermatozoe und Ei mit einander vergleicht, so ist dies doch vom morphologischen Standpunkte aus unrichtig; denn dem Ei entspricht nicht ein Samenkörperchen, sondern ein Spermatoblast, und vergleichen wir die letzteren bei den verschiedenen Arten, so werden wir finden, dass auch hier die Formunterschiede nicht auffällige sind, ja dass sie oft weit weniger in die Augen springen, als bei den Eiern.

Verglichen mit den am besten bekannten Spermatozoen der

¹⁾ Untersuchungen über den Bau und die Bewegung der Samenfäden. Würzburg 1874, p. 42. Anmkg.

Vertebraten und Insecten, zeigen sich die der Dekapoden in allen wesentlichen Punkten übereinstimmend gebant. Wir finden den Samenkopf, aus dem Kerne der Samenzelle hervorgegangen, sei es nun durch unmittelbares Heraustreten der Kernsubstanz (*Squilla*, *Palaemon*) oder durch Bildung eines Nebenkörpers, der auf Kosten des Kernes sich entwickelt; ferner den Körper, welcher dem Mittelstück der fadenförmigen Spermatozoen entspricht, und endlich die Strahlen, deren Summe dem Schwanze der Samenfäden gleichzusetzen ich nicht anstehe. Der Mittelzapfen und der Strahlenträger können nur als Modificationen des Körpers angesehen werden, und entspricht der Mittelzapfen nicht dem Flimmerfaden der fadenförmigen Samenkörperchen, wie P. Mayer¹⁾ ohne Weiteres, auf die einzige Beobachtung der merkwürdig gestalteten Spermatozoen von *Eupagurus Prideauxii* gestützt, behaupten konnte.

Dass die Summe der Strahlen der Dekapodenspermatozoen dem Flimmerhaar der Vertebratensamenfäden gleichzusetzen ist, geht auch aus dem einzigen stachelartigen Fortsatz der Caridensamenkörper hervor, denn dass dieser nicht etwa dem Mittelzapfen homolog ist, zeigt zur Genüge die Entwicklungsgeschichte.

Eigenthümlich ist auch die Starrheit der Strahlen, verglichen mit den lebhaften Bewegungen des Samenfadens der Vertebraten. Bekanntlich fehlen allen Arthropoden Flimmerepithelien; doch kommen Flimmerzellen vor, denn die fadenförmigen beweglichen Spermatozoen der Insecten sind solche. Bei den Crustaceen dagegen sind solche bewegliche Spermatozoen nicht bekannt; bei den Copepoden, Phyllopoden, Xiphosuren, Stomatopoden und Dekapoden finden wir nur langsam amöboid bewegliche Samenkörper, die auch aller Fortsätze entbehren können. Ja selbst da, wo unter den Crustaceen die Spermatozoen in ihrer Form getreu die beweglichen Samenfäden wiederholen, wie bei den Crevettinen, Isopoden und Schizopoden, konnte an denselben bis jetzt keine Bewegung wahrgenommen werden. Eine Erklärung für diese auffallende Thatsache ist schwer zu geben; doch will ich hervorheben, dass alle genannten Thiere Chitinthiere sind, und dass auch bei den anderen Chitinthieren starre Spermatozoen vorkommen, so bei den Nematoden, Myriopoden und Arachniden. Und obgleich Fälle bekannt sind — ich verweise nur auf die Insecten und Echinorhynchen — wo bei Chitinthieren sich lebhaft bewegende Zoospermien auftreten,

¹⁾ l. c. p. 263.

so ist doch umgekehrt, soviel ich weiss, kein Fall bekannt, dass starre Spermatozoen bei Nicht-Chitinthieren sich fänden.

Die Spermatozoen der Dekapoden sind radiär gebaut. Dieser radiäre Bau hat sich wahrscheinlich mit dem Verlust der raschen freien Bewegung ausgebildet. Bei den sich schlängelnden Samenfäden dagegen finden wir sehr häufig eine deutlich ausgesprochene bilaterale Symmetrie vor. Selbst da, wo an der entwickelten Spermatozoe diese nicht mehr leicht nachzuweisen ist, wie bei den Insecten, spricht sich der bilaterale Bau während der Entwicklung in einem „dunklen Körper“ aus, der da entsteht, wo später der Faden hervorwächst. Dieser dunkle Körper, den bereits de La Valette¹⁾ und Balbiani²⁾ kannten, welcher in seiner weiteren Entwicklung jedoch erst durch Bütschli³⁾ verfolgt wurde, theilt sich nach den Angaben des letztgenannten Forschers, die auch von de La Valette⁴⁾ bestätigt wurden, in zwei bilateral-symmetrisch gelagerte Stücke, die sich später stark in die Länge strecken.

Dem dunklen Körper entspricht bei den Spermatozoen der Dekapoden die dunkle Zone, die gleichfalls da erscheint, wo später die Strahlen sprossen.

Die Ausbildung eines Tragapparates in den zahlreichen Fortsätzen, als Ersatz für das Flimmerhaar bei den beweglichen Samenfäden hat noch eine zweite Veränderung hervorgerufen, die sich auf die Anordnung der Eiweissmasse im Samenkopf bezieht. Schon bei den Spermatozoen der Cariden schlossen wir, dass der dichteste Theil des Samenkopfes am unteren Pole liege. Bei den anderen Dekapodenspermatozoen ist dies gleichfalls der Fall. In den meisten Fällen finden wir die Hauptmasse der Samenfäden unter die Ebene der Insertion der Strahlen gerückt. Nur bei den Galatheiden, Paguren, den Notopoden und Ilia, auch beim Hummer, inseriren sich die Strahlen unterhalb des Samenkopfes. Doch möchte hier der Mittelzapfen oder Strahlenträger — allerdings ist der Mittelzapfen bei *Porcellana* von geringer Grösse

¹⁾ Ueber die Genese der Samenkörper. II. Mitthlg. Arch. für mikrosk. Anat. 1867, III. Bd.

²⁾ Mémoire sur la génération des aphides. Ann. d. sciences nat. 5. sér. t. XI. 1869.

³⁾ Vorläufige Mittheilung über Bau und Entwicklung der Samenfäden, und Nähere Mittheilungen über die Entwicklung und den Bau der Samenfäden der Insecten. Zeitsch. f. wiss. Zool. 1871.

⁴⁾ Ueber die Genese der Samenkörper, III. Mitthlg. Arch. für mikrosk. Anat. 1874, X. Bd.

— ein so weites Hinaufrücken des Samenkopfes ermöglicht haben, unbeschadet der Anordnung der Masse, um den schwersten Punkt unter den Aufhängepunkt zu bringen. Denn schon von *Ilia* weiter aufwärts, bei den *Majaceen*, *Cyclometopen* und *Catometopen* finden wir den Samenkopf hinabrücken, beziehungsweise den Tragapparat an dem Kopf hinaufrücken, wie dies stufenweise die Spermatozoen von *Maja*, *Eriphia*, *Grapsus*, *Portunus* zeigen.

Bei den sich lebhaft schlängelnden Samenfäden dagegen ist, wenigstens nach den genauest untersuchten Fällen zu urtheilen, die grösste Masse des Samenkopfes am vorderen Pole angesammelt, und den Kopf finden wir stets an der Spitze der Spermatozoe.

Beide Anordnungen der Masse des Samenkopfes müssen als erworben angesehen werden, und die Ausgangsform mag ein Samenkörperchen gewesen sein, wie das von *Squilla*, wo die Masse nach allen Dimensionen gleichmässig vertheilt ist.

Literaturangaben.

Von den Spermatozoen der Dekapoden wurden zuerst die von *Astacus fluviatilis* durch Henle¹⁾ und von Siebold²⁾ bekannt. Wenngleich die Abbildungen, welche die beiden eben genannten Forscher von den Samenkörperchen geben, uns letztere nicht in unverändertem Zustande zeigen, sind an denselben doch die Hauptbestandtheile zu erkennen; besonders von Siebold hat die Vertiefungen der oberen und unteren Wand des inneren Tönnchens richtig beschrieben. Nicht viel weiter in der Erkenntniss des Baues der Astacusspermatozoen ist Lemoine³⁾ gekommen. Lemoine fasst dieselben jedoch nicht als Spermatozoen auf, sondern wirft die Frage auf, ob diese „Corpuscules spermatiques“ nicht von Bedeutung für die Art der Ausstossung der Samenmasse wären, während er als die Spermatozoen kleine glänzende Körnchen bezeichnet, die sich in den Hodenzellen finden, welche Fädchen besitzen und Bewegung zeigen sollen. Ich will es unterlassen, weiter zu erörtern, welche Bilder Lemoine zu diesen Anschauungen verleitet haben mögen.

Die Entwicklung der Samenkörper von *Astacus* hat

¹⁾ Müller's Arch. 1835, p. 603.

²⁾ Müller's Arch. 1836, p. 26.

³⁾ l. c. p. 27.

Metschnikoff¹⁾ studirt. Nach dem Auszuge, den de La Valette von der Arbeit Metschnikoff's gibt, stimmt die Darstellung mit meiner nur insofern überein, als wir übereinstimmend fanden, dass die Bildung des Samenkopfes neben dem Kerne, welcher verschwindet, erfolge. Dagegen gehen die beiden Darstellungen in dem Punkte auseinander, wie der Samenkopf gebildet wird. Nach Metschnikoff entsteht derselbe durch Höhlung „eines protoplasmaartigen Körpers, der eine selbstständige intracelluläre Bildung darstellt“; nach meinen Untersuchungen ist zuerst eine Vacuole vorhanden, die wahrscheinlich ausgestossener Kernsaft ist, und der eigentliche Samenkopf wird erst durch Umwachsen dieser Vacuole von einer Eiweissmasse, welche vom Kerne stammt, gebildet.

Die Samenkörperchen des Hummers hat Valentin²⁾ zuerst gesehen. Später wurden dieselben von Kölliker³⁾ und Lallemand⁴⁾ richtig beschrieben. Kölliker gibt auch eine gute Abbildung derselben; er ist der einzige, welcher den Mittelzapfen gesehen hatte, wenigstens beschreibt er bei manchen Spermatozoen „eine grünlüche Masse von unbestimmten halbkreisförmigen Umrissen“, die „ein wenig zwischen die Strahlen hereinragt“.

Lallemand fasste merkwürdiger Weise die Spermatozoen von *Homarus* als Samenkapseln auf. Ebenso sind seine „capsules spermatiques“ der Languste die Samenkörperchen derselben, an denen er jedoch keine Strahlen beschrieb.

Auch Milne Edwards⁵⁾ hielt es für wahrscheinlicher, dass die eigenthümlich geformten Samenkörper der Dekapoden „des Spermatophores ou des organites producteurs des Spermatozoïdes“ die Spermatozoen seien. Wohl nur mit Bezug auf diese Ansicht Milne Edwards' ist es zu verstehen, wie Lemoine dazu kommt, den Satz niederzuschreiben: „Nous ne pensons donc pas qu'on puisse considérer les corpuscules à prolongements du sperme comme des spermatophores.“

Die Samenkörper der *Galathea strigosa* wurden zuerst

¹⁾ Arbeiten der I. russischen Naturforscher-Versammlung. 1863. Abth. für Anat. und Phys., p. 50. nach von La Valette: Ueber die Genese der Samenkörper. III. Mitthlg. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 10, 1874.

²⁾ Repertorium, 1838, p. 188 (nach Kölliker).

³⁾ Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtsverhältnisse etc. Berlin 1841.

⁴⁾ Observations sur l'origine et le mode de développement des Zoospermes. Ann. d. scienc. nat. 2. sér. t. 15. 1841. p. 80.

⁵⁾ Leçons sur la Physiologie et l'Anat. comp. t. VIII. 1863, p. 346.

von K lliker¹⁾ beschrieben und abgebildet; derselbe Forscher²⁾ lehrte auch die Spermatozoen der *Munida* zuerst kennen. Seine Abbildungen und Beschreibungen sind verglichen mit den von mir untersuchten Spermatozoen von *Galathea squamifera* richtig. F r *Galathea strigosa* gibt K lliker 2—3 Strahlen an; doch d rfte die Dreizahl auch bei dieser Art constant sein. Von demselben Dekapoden beschreibt auch Brocchi³⁾ die Samenk rper, doch sind seine Abbildungen sehr mangelhaft.

Die erste von K lliker¹⁾ gegebene Darstellung der Spermatozoen von *Pagurus Bernhardus* ist wohl nicht richtig; dagegen hat sp ter²⁾ K lliker trefflich die Samenk rper von *Pagurus oculatus* und *P. striatus* abgebildet. Auch kann es bei Betrachtung der Fig. 36 auf Taf. III keinem Zweifel unterliegen, dass K lliker Entwicklungsstadien vor sich hatte. Leydig⁴⁾ beschreibt die Samenk rper von *Pagurus* als „konische K rperchen, die scharf contourirt und an der Basis mit einer Art Telle versehen waren, welche wie ein Fleck sich ausnahm“. Offenbar hatte Leydig kein reifes Samenk rperchen, sondern ein Entwicklungsstadium vor sich. Damit stimmt auch die Zeit, Monat September, wo Leydig den *Pagurus* untersuchte,  berein. Vollkommen unzutreffend sind die Abbildungen, die Brocchi von den Samenk rperchen des *Eupagurus Prideauxii* gibt, ebenso sind die Spermatozoen von *Pagurus striatus* in ver ndertem Zustande wiedergegeben. Eine gute Darstellung der Samenk rper von *Eupagurus Prideauxii* gibt P. Mayer (l. c.).

Die Spermatozoen von *Palaemon squilla* und *Crangon* hat von Siebold⁵⁾ richtig beschrieben.

Von den Zoospermien der Notopoden wurden von K lliker die von *Ethusa mascarone* in ihrer Form richtig abgebildet, w hrend die von *Dromia Rumphii* nach demselben Autor 1—3 Strahlen besitzen sollen, was mit R cksicht auf die Constanz der Dreizahl der Strahlen bei *Dromia vulgaris* als wahrscheinlich nicht zutreffend bezeichnet werden muss. Dagegen sind die Abbildungen, die K lliker von den Spermatozoen der *Ilia*

¹⁾ Beitr ge zur Kenntniss etc.

²⁾ Die Bildung der Samenf den in Bl schen. Denksch. der schweiz. Gesell. f. d. ges. Naturwiss. 8. Bd. 1847.

³⁾ l. c.

⁴⁾ Lehrbuch der Histologie. Frankfurt a. M. 1857, p. 532.

⁵⁾ Lehrbuch der vergleichenden Anat. der wirbellosen Thiere. Berlin 1848, p. 483, Anmkg.

und *Stenorhynchus phalangium* gibt, vollkommen richtig. Von *Maja Squinado* haben Kölliker und Broecchi die Samenkörperchen beobachtet. Kölliker gab eine nicht vollständig zutreffende Abbildung, doch übertrifft sie diejenige, welche Broecchi gibt. Die Spermatozoen von *Carcinus maenas* hat Kölliker¹⁾ beschrieben und abgebildet. Kölliker sah die schwer zu untersuchenden Samenkörperchen dieses Brachyuren mit zwei Strahlen versehen. Alles dies sind jedoch Spermatozoen, die von der Seite gesehen sind, wo die Ausbreitung des Zellkörpers im optischen Schnitt wie ein Strahl erscheint (vergl. meine Fig. 26 auf Taf. IV). Dagegen sind die kleinen Zellen, die Kölliker a. a. O. auf Taf. III. Fig. 24 b abbildet, die Carcinusspermatozoen von oben gesehen, indem die von oben sehr schwer sichtbare Ausbreitung des Zellkörpers mit den kurzen Strahlen der Untersuchung entging. Aus der Beschreibung, die Hallez²⁾ von den Spermatozoen des *Carcinus maenas* gibt, geht nicht mit Sicherheit hervor, ob er die Strahlen gesehen hat oder nicht. Doch sieht Hallez, wie bereits früher erwähnt wurde, die Strahlencellen nicht als die reifen Spermatozoen an; sondern er versicherte sich davon, dass dieselben sich verlängern und an jedem Pole eine fadenförmige Verlängerung zeigen und schliesslich spindelförmig werden. Ich glaube nicht zu irren, wenn ich behaupte, dass Hallez' spindelförmige Spermatozoen die Strahlencellen von *Carcinus maenas* von der Seite gesehen sind.

Da die Spermatozoen von *Portunus* gleichfalls eine schwer sichtbare Ausbreitung besitzen wie die von *Carcinus*, so entging dieselbe auch hier der Beobachtung. So konnte Kölliker bei *Portunus lividus* keine Strahlen finden, bildete jedoch³⁾ die Spermatozoen von *Portunus corrugatus* mit drei Strahlen ab. Höchst wahrscheinlich ist der unter dem Namen *Portunus corrugatus* aufgeführte Kruster kein Portunide, sondern ein *Pilumnus*; denn die Spermatozoen von *Portunus corrugatus* werden nach den bisherigen Erfahrungen kaum so bedeutend von denen des *P. depurator* abweichen. Die Dreizahl der Strahlen und die Länge derselben lässt vermuthen, dass Kölliker's *Portunus* ein *Pilumnus* ist. Dagegen glaube ich, dass der in der von Kölliker a. a. O. zusammengestellten

¹⁾ Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtsverhältnisse, p. 13.

²⁾ Note sur le développement des spermatozoïdes etc. Compt. rend. 1874, Band 79.

³⁾ Die Bildung der Samenfäden in Bläschen. Die Tabelle auf p. 28.

Tabelle unter dem Namen *Pilumnus minor* aufgeführte Dekapode ein Portunide ist, da Kölliker Strahlen an den Spermatozoen dieses Brachyuren nicht beobachtete.

Von den Catometopen wurden durch Kölliker nur die Spermatozoen von *Grapsus marmoratus* abgebildet. Dieselben sind für den Fall, dass dieser *Grapsus* mit dem von mir untersuchten *Pachygrapsus marmoratus* identisch ist, nicht zutreffend.

Die Samenkörperchen von *Squilla mantis* wurden von mir¹⁾ zuerst beschrieben und abgebildet. Die vielkernigen Zellen aus dem Hoden, welche ich damals beschrieb, sind nach meinen jetzigen Beobachtungen nur Artefacte, entstanden durch Verklebung vieler kleiner Zellen.

In Betreff der Entwicklung habe ich noch Einiges nachzutragen.

Kölliker²⁾ ist bis jetzt der einzige, welcher zweifellos Entwicklungsstadien der Samenkörperchen von Dekapoden beobachtete. Ueber die Abstammung der Samenzellen gibt uns Kölliker allerdings keine Auskunft, doch bildete er von *Pagurus* und einigen Brachyuren junge Samenkörperchen vollkommen naturgetreu ab. Auch die vielleicht etwas willkürliche Deutung des unteren Theiles der jungen Spermatozoe als Kern stimmt mit der von mir oben gegebenen überein; Kölliker bezeichnete auch nicht immer dasselbe Gebilde als Kern, da ihm ein fester Anhaltspunkt dazu fehlte; so dürfte in Fig. 39a auf Taf. III das untere Bläschen dem Samenkopf und nicht dem Theil entsprechen, welcher den Kern enthält. Auch hat Kölliker die auffallende Grössenabnahme des Samenkopfes bemerkt, die einem so ausgezeichneten Beobachter nicht entgehen konnte.

Hallez³⁾ lässt die Samenzellen durch endogene Zellbildung aus den Mutterzellen entstehen. Auch sollen letztere erst dann von der Wand sich lösen, wenn sie im Begriffe sind, ihre Brut durch Platzen in Freiheit zu setzen. Doch sind diese Beobachtungen nicht richtig und viel richtiger scheint die von A. Zincone in Betreff dieser Frage zu sein, der nach P. Mayer⁴⁾ fand, dass „das Sperma aus den Tochterzellen des Hodenepithels entsteht“.

¹⁾ a. a. O. p. 5.

²⁾ Bildung der Samenfäden in Bläschen.

³⁾ a. a. O.

⁴⁾ a. a. O. p. 203.

D) Bau des Vas deferens.

Vom Hoden entspringen und zwar häufig mit trichterförmiger Verschmälerung die Vasa deferentia. Dieselben besitzen, von seltenen Ausnahmen (*Alpheus ruber* [Taf. I, Fig. 1], *Homarus* [Fig. 6], *Callinaxis adriatica* [Taf. II, Fig. 4]) abgesehen, eine ansehnliche Länge und machen daher in ihrem Verlaufe bis zur Ausmündung zahlreiche Windungen. Nur da, wo das Vas deferens kurz ist, verläuft es einfach in schwachem Bogen zum Coxaltheil des letzten Brustfusses. Der Endtheil des Vas deferens, den wir als Ductus ejaculatorius unterscheiden werden, macht niemals Windungen, auch da nicht, wo der übrige Abschnitt des ausführenden Ganges sich reichlich aufknäuel.

In der Regel lassen sich am Vas deferens gewisse Hauptabschnitte unterscheiden, die jedoch in manchen Fällen nicht scharf von einander abzugrenzen sind. Dieser Hauptabschnitte sind drei: Zunächst entspringt vom Hoden ein schmales Anfangsstück, welches nur als Leitungsrohr für die Samenmasse dient; ich will diesen Abschnitt als oberen oder Zuleitungs-Abschnitt bezeichnen. Dieser setzt sich in einen zweiten Abschnitt fort, der sich durch sein breiteres Lumen, häufig durch eine verschiedene Beschaffenheit des Epithels, sowie dadurch auszeichnet, dass in ihm um die sich hier ansammelnde Samenmenge eine bedeutende Menge Secret abgeschieden wird. Ich unterscheide diesen Abschnitt als Drüsenabschnitt. Das Endstück des Vas deferens endlich besitzt in der Regel eine äusserst kräftige Musculatur und dient dazu, die Samenmasse auszustossen, und wird als Ductus ejaculatorius zu bezeichnen sein.

Bei den Cariden lassen sich alle drei Abschnitte selten scharf unterscheiden. Bei *Palaemon* (Taf. I, Fig. 2) finden wir einen schmalen Anfangstheil (vd'), der sich ziemlich deutlich von dem Drüsenabschnitt (vd'') trennt, welchem ein dicker Ductus ejaculatorius (de) folgt. Bei *Alpheus* (Fig. 1) dagegen lassen sich die beiden Abschnitte nicht scharf von einander trennen. Hier entspringt vom Hoden das Vas deferens mit einer kelchartigen Erweiterung, verengt sich nur in einer kurzen Strecke, und erweitert sich alsbald. Es ist hier auch mannigfach gefaltet. Der Endtheil unterscheidet sich auch nicht scharf; doch kann man nach einer verengten Stelle des Drüsenabschnittes die folgende Erweiterung als den Anfang des Ductus ejaculatorius bezeichnen. Bei *Virbius viridis* findet sich ein ähnliches Ver-

halten. Hier tritt am Ende des Vas deferens noch eine ziemlich grosse Ausbuchtung auf (Taf. VI, Fig. 14).

Gehen wir zu den Astaciden über, so weist uns *Astacus* Verhältnisse auf, die denen von *Palaemon* am nächsten stehen. Der Zuleitungsabschnitt lässt sich von dem Drüsenabschnitt nicht scharf trennen, wogegen der Ductus ejaculatorius deutlich abgesetzt ist. Bei *Astacus* ist das Vas deferens von bedeutender Länge und vielfach aufgewunden (Taf. I, Fig. 3). Es erweitert sich allmählig gegen das Ende. Im 5. Brustsegmente steigt es abwärts, und zeigt bald nach der Umbiegung eine Verengung, welcher ein erweiterter Abschnitt folgt; letzterer ist der Ductus ejaculatorius (Fig. 4 de).

Ähnlich zeigt auch *Callinaxis* (Taf. II, Fig. 4) drei Abschnitte entwickelt. Der obere ist eng und schärfer als bei *Astacus* geschieden; ihm folgt ein längerer Drüsenabschnitt, und endlich abermals ein verengtes Stück, der Ductus ejaculatorius, der sich jedoch nicht scharf wie bei *Astacus* von dem vorhergehenden Abschnitt unterscheidet.

Deutlich sind erst bei *Homarus* die drei Abschnitte ausgesprochen. Aus dem Hoden entspringt der Zuleitungsabschnitt (Taf. I, Fig. 6 vd'), der gegenüber den folgenden Theilen des Vas deferens schmal ist, und dessen Länge nicht bedeutend ist. Der Drüsenabschnitt (vd'') ist viel breiter und S-förmig gekrümmt; durch eine Einschnürung trennt er sich von dem Ductus ejaculatorius (de), welcher sich durch eine ansehnliche Länge auszeichnet,

Bei *Palinurus* (Taf. I, Fig. 7) ist der Abschnitt nicht so scharf von dem Drüsenabschnitt getrennt, wie bei *Homarus*. Beide gehen in einander über. Man wäre allerdings gern geneigt, das erweiterte Ende des Drüsenabschnittes, welches dem mittleren Abschnitt des Vas deferens von *Homarus* gleicht, diesem letzteren als entsprechend anzusehen; doch kann ich als oberen Abschnitt bloss den schmalen Anfangstheil des Vas deferens in Anspruch nehmen, während der vielfach aufgewundene folgende Theil bereits dem Drüsenabschnitte zuzuzählen ist. Dieser nimmt an Lumen gegen den Ductus ejaculatorius hin immerwährend zu und erweitert sich eine Strecke vor demselben bedeutend zu einem Sack, welcher als Behälter für die vielfach aufgewundene Spermatophore dient. Der Ductus ejaculatorius, der sich bei *Palinurus* auch nicht so scharf von dem Drüsenabschnitt scheidet wie beim Hummer, besitzt gleichfalls wie bei letztgenanntem Dekapoden eine ansehnliche Länge.

Gehen wir zu den *Galatheiden* über, so finden wir hier viel complicirtere Verhältnisse vor. Vom Hoden entspringt aus einer sackförmigen Erweiterung ein enges, vielfach sich schlängelndes Rohr (Taf. VI, Fig. 3 vd'); dieses erweitert sich nach längerem Verlaufe und rollt sich spiralig zusammen. Die so gebildete Spirale (sp) ist äusserst zierlich und hat bei *Galathea strigosa* etwa 30, bei *Galathea squamifera* 9—13 (Taf. VI, Fig. 2 sp) Windungen. Die Spirale geht bei *Galathea strigosa* von hinten nach vorn zurück, so dass das Ende derselben dem Hoden näher liegt als der Anfang. Auch sind die Windungen derselben nicht alle in gleicher Richtung, sondern die Richtung wird ein-, oder bei längeren Spiralen auch mehrmals geändert.

Nach Bildung dieser Spirale erweitert sich das Vas deferens und verläuft, die gleiche Breite beibehaltend, eine längere Strecke, vielfach verschlungen (vd''). Nun verbreitert es sich nochmals: auch dieser Abschnitt macht wie der vorhergehende viele Windungen. Der Endtheil tritt aus der verschlungenen Masse hervor und zieht im Bogen gegen die Geschlechtsöffnung. Eine kurze Strecke vor dieser gewinnt derselbe eine äusserst kräftige Musculatur und ist somit als Ductus ejaculatorius zu bezeichnen (de).

Es wird nun die Frage entstehen, welche Theile den früher unterschiedenen Hauptabschnitten entsprechen, und aus welchem Abschnitte sich die neuen Abtheilungen gebildet haben. Den muskulösen Endtheil haben wir bereits als Ductus ejaculatorius unterschieden und kann über seine Abgrenzung kein Zweifel bestehen. Schwieriger ist es, den oberen Abschnitt von dem Mittelabschnitt zu trennen. Beide sind nicht scharf von einander geschieden; doch ist mit Rücksicht auf die zur Spermatophorenbildung gelieferten Secrete der schmale Anfangstheil des Vas deferens bis zu der ersten Erweiterung von der Spirale dem Zuleitungsabschnitt zuzurechnen. Es gehören somit alle Complicationen dem Drüsenabschnitt an.

Dieselben Formverhältnisse wie bei *Galathea* finden sich am Vas deferens von *Paguristes maculatus* vor. Auch hier besteht die zierliche Spirale (Taf. I, Fig. 10 sp), an welcher ich 19 Windungen zählte. Doch sind an dem der Spirale folgenden Theile des Drüsenabschnittes eine engere und weitere Abtheilung nicht scharf zu unterscheiden.

Bei *Eupagurus Prideauxii* und *E. meticulosus*

dagegen treffen wir ein wenig veränderte Verhältnisse an. Der schmale, ganz kurze Zuleitungsabschnitt erweitert sich alsbald und rollt sich spiralig zusammen (Taf. I, Fig. 8 sp'). Die Windungen dieser Spirale sind jedoch im Gegensatze zu denen von *Galathea* und *Paguristes* nicht so zahlreich, eng und übereinanderliegend, sondern sind breit und wenig zahlreich. Bei *Eupagurus Prideauxii* umkreisen die äusseren Windungen die inneren; so entsteht eine flache Spirale, in deren Mitte der Anfang derselben liegt. Bei *Eupagurus meticulosus* (Fig. 9 sp') sind die späteren Windungen der Spirale ebenfalls weiter, doch umkreisen sie nicht die früheren, sondern sind über einander gelegen. Dadurch kommt nicht eine flache, sondern eine aufgezugene Spirale zu Stande, welche zurückgehend den Endtheil des Hodens umkreist. Bei *Eupagurus Prideauxii* laufen die Windungen der Spirale parallel mit der Längsaxe des Thieres, bei *E. meticulosus* senkrecht auf diese.

Nachdem das Vas deferens die Spirale gebildet hat, verschmälert es sich und steigt neben dem Hoden hinauf. In der halben Länge des Hodens angelangt, verbreitert es sich wieder; es bildet abermals eine in sich zurückkehrende Spirale (Fig. 8 sp''), die bei *Eupagurus Prideauxii* quer zur Längsaxe des Hodens steht. Aus dieser hervortretend, tritt wieder eine Verengung des Vas deferens ein (vd''); dieser Theil windet sich mannigfach. Der Durchmesser desselben wird allmähig grösser und plötzlich verbreitert er sich nochmals. Der schmale Endtheil besitzt eine kräftigere Musculatur, und ist somit Ductus ejaculatorius. Er verläuft wie der letzte stark verbreiterte Abschnitt des Drüsen-theiles nicht gewunden. Ist auch hier wieder der Ductus ejaculatorius leicht als deutlich getrennter Abschnitt zu erkennen, so ist die Grenze zwischen Zuleitungstheil und Drüsenabschnitt nicht scharf bezeichnet. Es ist schwierig zu entscheiden, ob die erste Spirale dem ersten oder zweiten Abschnitte zugehört. Doch möchte ich sie eher dem Zuleitungsabschnitte zurechnen, da auch hier wahrscheinlich das zur Spermatophorenwand verwendete Secret abgesondert wird.

Die eigenthümlichen Complicationen des Vas deferens, wie sie bei *Galathea* und *Paguristes* bestehen, haben sich auch auf *Porcellana* übertragen. Die Spirale, welche der von *Galathea* entspricht, besteht bei *Porcellana longicornis* (Taf. VI, Fig. 5 sp) nur aus wenigen — ich zählte fünf — Windungen. Dann folgt ein ebenfalls spiralig gewundener Abschnitt, der anfangs

breit ist, sich jedoch dann verschmälert, und später wieder verbreitert. Der Ductus ejaculatorius ist kurz.

Porcellana führt uns zu den Brachyuren. Die regelmässige Spirale, welche noch Porcellana als Erbstück der Galatheen, jedoch bereits verkümmert bewahrte, treffen wir bei den Brachyuren nicht wieder; wohl aber ist der Uebergangstheil des geschlängelt oder gewunden verlaufenden Zuleitungsabschnittes in den folgenden Theil des Vas deferens vielfach gewunden. Der obere Abschnitt besitzt in der Regel keine bedeutende Länge. Der Ductus ejaculatorius, welcher bei Porcellana kurz ist, bleibt bei *Dromia vulgaris* gleichfalls von unbedeutender Länge (Taf. II, Fig. 1 de), und ist hier vollständig im chitinen Penis gelegen. Bei *Ilia nucleus* besitzt er schon eine ansehnliche Länge, welche bei den übrigen Brachyuren noch zunimmt.

Viel mannigfaltiger gestaltet sich der Mittelabschnitt, welcher bei den Brachyuren zwei Abtheilungen zeigt. Die erste beginnt, sich vielfach windend, vom Eingangsabschnitt. Sie erweitert sich allmählig und der Endtheil derselben ist in den meisten Fällen stark erweitert. Er ist der Hauptbehälter der Spermatophoren, die auch den vorhergehenden Theil des Vas deferens erfüllen. In Folge des Inhaltes erscheint dieser Abschnitt des Vas deferens im auffallenden Lichte kreideweiss. Die darauf folgende zweite Abtheilung ist im frischen Zustande hyalin und zeigt sehr häufig Ausstülpungen. Dieselbe erscheint bei verschiedenen Dekapoden auch verschieden gefärbt, grünlich bei *Pilumnus*, gelblich bei *Dromia*, röthlich bei *Portunus* und trübweiss bei *Carcinus maenas* und *Maja*. In dieser Abtheilung wird eine grosse Menge Secret abgeschieden und ist dieselbe daher ausgezeichnet drüsiger Natur.

Bei *Dromia vulgaris* (Fig. II, Fig. 1) sind die drei Abschnitte des Vas deferens bis zum Ductus ejaculatorius nicht scharf getrennt; im frischen Zustande lässt sich der hyaline Drüsenabschnitt (vd''), welcher sich durch seine Breite auszeichnet und flache Buchten besitzt, leicht unterscheiden.

Bei *Maja Squinado* ist der Zuleitungsabschnitt vom Drüsenabschnitt äusserlich gleichfalls nicht scharf begrenzt. Hier ist übrigens wie bei *Stenorhynchus* der Beginn desselben nicht an der Stelle, wo der unpaare Abschnitt des Hodens mit dem paarigen zusammentrifft, sondern bereits eine Strecke vor dem queren Verbindungsstück zeigt das verengte Hodenrohr (Taf. VI, Fig. 4 vd' keine Spermatoblasten mehr und wird daher bereits wie der Zu-

leitungsabschnitt fungiren. In dem Verbindungsstück fehlt ebenfalls ein samenerzeugendes Epithel. Bei *Maja* (Taf. II. Fig. 2) gewinnt das Vas deferens, sowie es seine grösste Breite erlangt hat, kleine Ausstülpungen (vd''), die immer grösser und complicirter werden, bis sie endlich am Ende des Drüsenabschnittes jene ungemein grosse Masse bilden, die aus sich vielfach verästelnden Ausstülpungen des Vas deferens zusammengesetzt ist und das Hauptrohr vollkommen verbirgt (vd'''). Dieses tritt aber alsbald hervor, und umgibt sich nach einer kurzen Strecke seines Verlaufes mit einer kräftigen Musculatur; dieses Endstück ist der Ductus ejaculatorius.

Bei *Stenorhynchus longirostris* finden sich gegen das Ende des Drüsenabschnittes einige sackförmige Ausstülpungen (Taf. VI. Fig. 4 vd'').

Deutlich zeigt alle Abtheilungen ausgebildet *Lambrus angulifrons*. Die Ausstülpungen sind hier an der Drüsenabtheilung des Mittelabschnittes nur kleine Höcker. Neben *Lambrus* zeigt wohl *Carcinus maenas* (Taf. VI. Fig. 1) die Abtheilungen des Vas deferens am deutlichsten. An dem Drüsenabschnitte ist der Endtheil der ersten Abtheilung ungemein stark verbreitert, und durch eine schmalere Stelle von der Drüsenabtheilung geschieden, die ziemlich starke Ausstülpungen bildet. Bei *Pilumnus* und *Eriphia* (Taf. II, Fig. 3) sind diese Ausstülpungen gleich stark entwickelt, wie bei *Carcinus maenas*. *Portunus depurator* besitzt jedoch keine solchen; nach dem erweiterten Behälter des Spermatophoren verengt sich hier das Vas deferens und schlängelt sich. Die Länge dieses Abschnittes ist jedoch bedeutender als bei *Carcinus*.

Wie der Hoden, ist auch das Vas deferens von einer Hülle umgeben, deren verschiedene Beschaffenheit bereits früher angegeben worden ist.

Zum Bau des Vas deferens übergehend, so besteht dasselbe aus einem Epithel und aus Bindegewebe, welches die Musculatur einschliesst. Diese drei Bestandtheile haben nun in den verschiedenen Abschnitten des Vas deferens eine verschiedene Entwicklung.

Da die äussere Gestaltung eines Organes von dessen Bau abhängig ist, werden wir erwarten dürfen, dass überall da, wo das Vas deferens alle seine Abschnitte deutlich gesondert hat, sich die Gliederung auch im Bau ausgeprägt zeigt; während da, wo sich die einzelnen Abschnitte nicht scharf trennen lassen, auch im Bau keine Unterschiede nachzuweisen sein dürften.

So stimmt bei den Cariden das Epithel des oberen Abschnittes des Vas deferens mit dem des folgenden Abschnittes überein. Es ist ein niederes Cylinderepithel; die Zellen zeigen im frischen Zustande ein blasses, äusserst feinkörniges Protoplasma und einen elliptischen Kern, der mit zahlreichen Kernkörperchen versehen ist. Dieses Cylinderepithel kann auch zu einem cubischen, und pflasterförmigen werden, dann nämlich, wenn das Vas deferens eine starke Ausdehnung erfährt [Palaemon (Taf. VI, Fig. 9)].

Ebenso fand ich bei Virbius ein niederes Cylinderepithel, bei Alphens dagegen ein cubisches oder pflasterförmiges Epithel vor.

Im ganzen Verlauf des Vas deferens wird ein Secret abgeschieden. Dieses ist nun in den beiden ersten Abschnitten, wenn dieselben scharf abgegrenzt sind, von verschiedener Beschaffenheit. Bei Palaemon (Fig. 9s'), wo dies nicht der Fall ist, finden wir demgemäss auch ein gleichartiges, im frischen Zustande matt glänzendes Secret vor, welches die Samenmasse umhüllt.

Bei Astacus ist der Drüsenabschnitt des Vas deferens von einem Cylinderepithel (Taf. V, Fig. 12 ep) bekleidet. Das Protoplasma dieser Zellen ist grobkörnig, der Zellkern elliptisch und von einem protoplasmatischen Fadennetze durchzogen. An den Knotenpunkten, aber auch im Verlaufe der Fäden sind grössere Körper vorhanden, während kleinere derselben Art die Rindenschichte des Kernes zusammensetzen. Diese Körper werden von der Kernsubstanz gebildet. Ich glaube, dass in allen Fällen, wo ich von zahlreichen Kernkörpern in den Kernen sprach, gleiche Verhältnisse obwalten.

An dem innern, dem Lumen zugewendeten Ende der Zelle finden wir fast immer eine Kappe von Secret. Dieses letztere ist bei auffallendem Lichte kreideweiss, und besteht aus kleinen glänzenden Körnchen.

Im Ductus ejaculatorius von Astacus ist ein überaus hohes Cylinderepithel vorhanden (Taf. V, Fig. 13). Die Zellen dieses Epithels sind sehr schlank; die an Breite die Zellen übertreffenden Kerne können in Folge dessen neben einander nicht Platz finden und liegen daher in zwei, selbst drei Reihen über einander. Die Kerne dieser Zellen sind kleiner als die des Epithels des Drüsenabschnittes. Das Zellprotoplasma ist ebenfalls körnig; an der Oberfläche der Zellen finden wir auch hier ein Secret, das wie eine Kappe der Zelle aufsitzt, oder wo es sich bereits abgetrennt hat, in Tropfen den Zellen anliegt.

Beim *Hummer* wird der Zuleitungsabschnitt des Vas deferens von einem niederen Cylinderepithel bekleidet, während wir im Drüsenabschnitt ein hohes Cylinderepithel vorfinden. In beiden Abschnitten zeigen die Zellen einen körnigen Inhalt und elliptische Kerne. Doch sieht das Protoplasma der Zellen des ersten Abschnittes dichter aus.

Ganz verschieden sind die Secrete, welche in diesen beiden Abtheilungen abgesondert werden. Dasjenige, welches im obern Abschnitt um die Samenmasse ausgeschieden wird, ist gelblich glänzend und von sehr compactem Aussehen. Es färbt sich mit Carmin nicht, wenn schon das Secret des Drüsenabschnittes sich stark roth gefärbt hat. Dieses letztere sieht blasig aus, quillt im Wasser und färbt sich lebhaft mit Carmin.

Im Ductus ejaculatorius (Taf. V, Fig. 11 ep) treffen wir gleichfalls ein Cylinderepithel an. Die Höhe der Zellen variiert ungemein; je nachdem die letzteren gezerzt oder gegeneinander gepresst werden, erscheinen sie breit und niedrig, oder hoch und schmal.

Bei *Palinurus* ist in allen drei Abschnitten das Epithel ein Cylinderepithel. Im Eingangsabschnitt niedriger, erlangt es in den folgenden Abschnitten eine bedeutende Höhe. Die Zellen sind schmal, daher die breiteren Kerne wieder nicht in einer Reihe liegen. In dem aufgeknäuelten Theile des Vas deferens finden wir das Epithel an zwei Stellen niedriger; es sind dies die an der convexen und die an der concaven Seite des gewundenen Rohres gelegenen Stellen.

Bei *Galathea* und *Paguristes* ist der sackförmige Endtheil des Hodens mit einem cubischen oder pflasterförmigen Epithel ausgekleidet. Dieses setzt sich etwas höher werdend in den Zuleitungsabschnitt des Vas deferens fort bis zu der vor der Spirale befindlichen Erweiterung, in welcher es cylindrisch ist. Durch die ganze Spirale geht ein hohes Cylinderepithel. Dasselbe ist jedoch nicht überall gleich hoch, sondern an der Aussen- und Innenseite der Krümmung des Rohres bedeutend niedriger, so dass das Lumen des Vas deferens in der Spirale im Querschnitte spaltförmig ist, was auch für die übrigen spiralig verlaufenden Theile des Vas deferens gilt. Der ganze übrige Theil des Vas deferens ist mit einem Cylinderepithel, das je nach dem Grade der Ausdehnung auch cubisch werden kann, ausgekleidet.

Auch bei *Eupagurus* kleidet ein Cylinderepithel den Ausführungsgang des Hodens aus. In der ersten Spirale

(Taf. V, Fig. 14) ist es an der Innen- und Aussenseite der Krümmung niedrig (f), und das Lumen des Vas deferens in Folge dessen hier citronenförmig. Weiterhin, am ausgebildetsten in dem verschmälerten Theile, welcher auf die zweite Spirale folgt, zeigt das Lumen eine eigenthümliche Gestalt, die am besten durch Vergleichung der Fig. 5 auf Tafel II klar wird.

Der obere Abschnitt des Vas deferens von *Calliaxis* ist mit einem hohen Pflasterepithel bekleidet, welches in den beiden folgenden Abschnitten durch ein niederes Cyliinderepithel ersetzt wird.

Bei *Porcellana* finden wir das Epithel ähnlich beschaffen wie bei *Galathea*. Der Anfangstheil des Vas deferens ist bis zu der ersten Erweiterung vor der Spirale mit einem cubischen Epithel versehen. Von hier an wird dieses durch ein Cylinder-epithel ersetzt, das die ganze Spirale auskleidet. In den folgenden Abschnitten finden wir wieder ein niederes Cyliinderepithel, das auch je nach der Ausdehnung des Rohres cubisch oder pflasterförmig werden kann.

Bei den übrigen Brachyuren traf ich in den drei Hauptabschnitten des Vas deferens das Epithel von verschiedenem Aussehen. Im Zuleitungsabschnitte stimmt dasselbe annäherungsweise mit dem Epithel überein, das die ausführenden Theile des Hodens auskleidet. So findet sich bei *Stenorhynchus longirostris* im obern Theil ein hohes Cyliinderepithel, das kleine Kerne hat. Weiter, wie sich das Vas deferens verbreitert, werden die Zellen grösser, der Inhalt derselben grobkörniger, und auch die Kerne zeigen eine bedeutendere Grösse. Bei *Portunus depurator* fand ich im obern Abschnitt ein niederes Cyliinderepithel mit 0.005—0.006^{mm} grossen Kernen. Bei Beginn des folgenden Abschnittes werden die Epithelzellen voluminöser, ihr Inhalt rauhkörnig, die Kerne grösser. Im Drüsenabschnitt steigert sich noch die Rauhkörnigkeit des Inhaltes der Epithelzellen, die Kerne messen 0.016—0.018^{mm}. Im Ductus ejaculatorius dagegen ist ein Cyliinderepithel vorhanden, dessen Kerne 0.006—0.008^{mm} lang sind.

Bei *Pilumnus* fand ich im Anfangstheile des Vas deferens ein Pflasterepithel; bald jedoch wird es, sowie das Lumen des Vas deferens zunimmt, durch ein hohes Cyliinderepithel abgelöst.

Bei *Dromia* ist der schmale Anfangstheil des Zuleitungsabschnittes von einem Cyliinderepithel bekleidet, dessen Zellen 0.008^{mm} grosse Kerne besitzen. Die Zellen nehmen gegen den

Drüsenabschnitt allmählig an Grösse zu, und wir finden denselben mit grossen Cylinderzellen ausgekleidet. Der Inhalt dieser Zellen ist grobkörnig, die Kerne umfangreich; sie messen 0.042mm . Im Ductus ejaculatorius dagegen findet sich ein Cylinderepithel, welches aus schmalen Zellen mit $0.008\text{--}0.01\text{mm}$ grossen Kernen besteht.

In allen Fällen fand ich bei den Brachyuren den Innenraum der Drüsenabtheilung des Vas deferens mit einem Cylinderepithel bekleidet, dessen Elemente sich durch Grösse und Rankkörnigkeit des Inhaltes auszeichnen (Taf. V, Fig. 6). Die grossen Kerne dieser Zellen zerfallen (auch bei *Homarus*) sehr leicht bei Zusatz von Alkohol, so dass man häufig genug einen Haufen von Kernen in einer Zelle beobachtet. Die Zellen des Drüsenabschnittes liefern ein Secret, das im frischen Zustand hyalin ist, sich schleimig anfühlt, im Wasser quillt und mit Carmin sich intensiv roth färbt.

Für alle Epithelien sowohl des Hodens als des Vas deferens muss ich hervorheben, dass denselben eine Cuticula fehlt. Der Mangel einer Cuticula im Hoden war schon Leydig¹⁾ und Haeckel²⁾ bekannt: doch behauptete Haeckel für die Ausführungsgänge das Vorhandensein einer solchen.

Nach aussen vom Epithel folgt Bindegewebe, das auch als Hülle der Musculatur dient. In denjenigen Theilen des Vas deferens, welche zeitweise grossen Ausdehnungen ausgesetzt sind, findet sich unter dem Epithel zunächst eine äusserst lockere Bindegewebsschichte. Eine solche traf ich im Drüsenabschnitt des Vas deferens von *Homarus* (Taf. V, Fig. 11 lb), im erweiterten Theile desselben Abschnittes bei *Palinurus*, ferner im Ductus ejaculatorius von *Palinurus* und *Homarus*, unseres Flusskrebses, jedoch hier minder stark entwickelt und in ebenfalls nicht starker Ausbildung im Ductus ejaculatorius von *Dromia*.

Bezüglich der Musculatur finden sich längs- und querlaufende Muskelfasern vor. Selten ist die Längsmusculatur, welche innen liegt, von der Ringmusculatur scharf geschieden; meist beobachten wir um das Vas deferens ein Netzwerk von Fasern gelegt, von denen in der Regel die näher dem Epithel zu gelegenen mehr die Längs-

¹⁾ Lehrbuch d. Histologie. Frankfurt a M. 1857, pag. 529.

²⁾ Ueber die Gewebe des Flusskrebses. Müller's Archiv, 1857, pag. 525 und 553.

richtung, die aussen von diesen gelegenen mehr die Querrichtung einhalten. Auch da, wo bei ausserordentlich mächtiger Entwicklung der Musculatur die innern Muskeln längs-, die äussern ringförmig verlaufen, findet sich eine Schichte, wo sich die Fasern durch einander in schräger Richtung kreuzen.

Schärfer geschieden sind beide Muskelschichten bei *Palaemon* (Taf. VI, Fig. 9 msc), ein Netzwerk von Fasern umgibt die *Vasa deferentia* von *Alpheus* und *Callinaxis*. Auch bei *Astacus* sind im Drüsenabschnitt die Faserschichten nicht scharf gesondert (Taf. V, Fig. 12 msc). Schärfer trennen sich die Längsmuskeln von der Ringmusculatur am Drüsenabschnitt von *Homarus*, sowie am erweiterten Theile dieses Abschnittes von *Palinurus*. Hier ist die Längsmusculatur auch nicht als eine gleichmässig vertheilte Schichte entwickelt, sondern die Muskelfasern sind in Gruppen getheilt. So ist bei dem Vorhandensein eines lockeren Bindegewebes und einer grossen Oberfläche des Epithels dieses in viele Falten gelegt, in welche die Längsfasern hineintreten. Diese Längsfalten sind wieder secundär gefaltet und werden durch Querfaltungen noch complicirter. Im Drüsenabschnitt von *Homarus* fand ich stets eine grosse Falte vor, die das Lumen fast vollständig theilte: im kleineren der beiden so erzeugten Canäle lag die Spermatophore.

Am *Ductus ejaculatorius* ist die Längsmusculatur gleichfalls schärfer von der Ringmusculatur geschieden. Es sind hier aber nur die zu innerst verlaufenden Fasern, die längs. und die zu äusserst gelegenen, welche quer laufen. Bei *Homarus* und *Palinurus* erweisen sich die Längsmuskeln am *Ductus ejaculatorius* nicht als eine überall gleichmässig starke Schichte, sondern stets tritt an einer Stelle die Längsmusculatur am stärksten entwickelt, keilförmig hervor. Bei dieser Anordnung ist ein rascher und sicherer Verschluss des Lumens ermöglicht. Es erinnert diese Anordnung der Musculatur an diejenige der Nabelarterie, an welcher auch ein Theil der ersteren keilförmig in das Lumen vorspringt.

Am mächtigsten ist die Musculatur am *Ductus ejaculatorius* entwickelt, am schwächsten am Eingangsabschnitte des *Vas deferens*. Ein plötzliches Anschwellen der Muskelschichte hat häufig da statt, wo die Abtheilungen des *Vas deferens* an einander grenzen. Dadurch wird wiederum die scharfe Trennung dieser Abschnitte hervorgerufen. Die stärkere Ausbildung der Musculatur bedingt so die Herstellung eines Sphinkter; ihre Anordnung an dem Beginn

des Abschnittes bietet aber auch Vorthail bei der Ausstossung der Samenmasse, indem dadurch eine grössere Propulsivkraft erzeugt wird. Eine solche Anschwellung der Musculatur findet sich am Anfang des Drüsenabschnittes bei *Calliaxis*, am Beginn des Ductus ejaculatorius von *Homarus* und vieler *Brachyuren*. Mit der grössten Anhäufung der Musculatur an den Anfangstheil des Drüsenabschnittes bei *Calliaxis* mag die geringe Entwicklung des Ductus ejaculatorius zusammenhängen; denn seine specielle Leistung für die Ausstossung des Samens fällt damit weg. Es musste für die Ausstossung des Samens von Vorthail sein, wenn die Kraft von höher oben wirkte, und diese Verlegung der Musculatur wird durch den geraden Verlauf des Vas deferens ermöglicht.

Von den Muskelfasern ist noch hervorzuheben, dass sie verzweigt sind.

Nachdem ich die Anordnung der Musculatur besprochen habe, will ich noch etwas über das Epithel hinzufügen. Wir erfuhren, dass die Schleimhaut des Vas deferens in zahlreiche Falten gelegt ist. Bei diesen Faltungen wird stellenweise das Epithel gezerrt, an anderen Stellen zusammengepresst werden. Danach wird sich denn auch die Höhe der Epithelzellen verschieden herausstellen: im ersteren Fall werden dieselben niedrig und breit, im letzteren hoch und schmal erscheinen. Ebenso werden die Epithelzellen niedrig werden, wenn die betreffenden Abschnitte des Vas deferens durch die Samenmasse und Secrete ausgedehnt werden. Dass Epithelien durch Ausdehnung ihre Gestalt ändern, wurde schon von Paneth ¹⁾ für das Epithel der Harnblase gezeigt.

Das Endstück des Vas deferens ist offenbar durch eine Einstülpung der Haut gebildet, und demgemäss mit einer dicken Cuticula ausgekleidet, während die Matrixzellen derselben mit denen der Haut übereinstimmen. Muskelfasern konnte ich an diesem Theile nicht auffinden. Im Querschnitt ist das Lumen des Endstückes sichelförmig, und die beiden Wände liegen knapp aneinander. Aus bereits erörterten Gründen ist das Epithel an der gegen das Lumen convexen Seite aus sehr hohen Cylinderzellen zusammengesetzt und die Cuticula dick, während das Gegentheil von den an der anderen Seite gelegenen Zellen gilt. Ob dieses

¹⁾ Ueber das Epithel der Harnblase, Sitzgsb. d. kais. Akad. d. Wissensch. 74. Bd. 1876.

Stück des Vas deferens bei der Begattung ausgestülpt wird, kann ich bei dem Mangel bezüglicher Beobachtungen nicht entscheiden.

Interessant ist das Vorhandensein von Ausstülpungen des Vas deferens, die uns Anhangsdrüsen im status nascens darstellen. Die Berechtigung dieser Auffassung wird durch Beobachtungen über die Entstehung der Anhangsdrüsen bei den übrigen Arthropoden bewiesen. So beobachtete Stein¹⁾, dass die Anhangsdrüsen der männlichen Geschlechtsorgane bei Myriopoden als Ausstülpungen des Vas deferens entstehen; denselben Bildungsmodus für die Anhangsdrüsen der männlichen Geschlechtsorgane bei den Insecten haben Herold²⁾ und Balbiani³⁾ angegeben.

Die verschiedenen Entwicklungsstufen finden wir bei den Brachyuren erhalten, indem bei *Dromia* der Drüsentheil des Vas deferens kleine Buchten bildet, bei *Lambrus* niedere Ausstülpungen, die bei *Carcinus* (Taf. VI. Fig. 1), *Eriphia* (Taf. II, Fig. 3) und *Pilumnus* eine bedeutendere Grösse erreichen, bis sie endlich bei *Maja* eine ansehnliche Drüsenmasse darstellen, indem die Ausstülpungen nicht bloß eine bedeutende Länge erreichen, sondern sich auch vielfach verzweigen (Taf. II, Fig. 10 und 11).

Ich glaubte das Vorhandensein von Anhangsdrüsen nochmals hervorheben zu müssen, da solche bisher nicht nur nicht angegeben, sondern geradezu geleugnet wurden. So sagt Hallez⁴⁾: „de glandes accessoires point“ und Brocchi⁵⁾: „On n'y rencontre jamais ces glandes accessoires si développées chez quelques autres Articulés.“

Das Vorkommen von Anhangsdrüsen ist jedoch nicht auf die genannten Brachyuren beschränkt, sondern fand ich dieselben auch bei einem jungen *Pinnotheres* und in gleicher Weise bei *Pachygrapsus marmoratus*, wo schon Cavolini⁶⁾ „Anhängsel“ an dem von ihm als Hoden gedenteten Vas deferens von *Grapsus* beschrieb und abbildete. Auch die Ausstülpung des Vas deferens bei *Virbius* kann man so auffassen.

¹⁾ Ueber die Geschlechtsverhältnisse der Myriopoden und einiger anderen wirbellosen Thiere. Müller's Archiv, 1842. pag. 251.

²⁾ Entwicklungsgeschichte der Schmetterlinge. 1815. §. 68.

³⁾ Mémoire sur la génération des aphides.

⁴⁾ Compt. rend. Bd. 79: 1874. pag. 244.

⁵⁾ Recherches sur les organes génitaux mâles. pag. 112.

⁶⁾ Abhandlung über die Erzeugung der Fische und der Krebse. Berlin. 1792. pag. 145.

Ferner beschreibt Semper¹⁾ bei Leucifer Nebendrüsen am Samenleiter.

Wenn wir nach den Ursachen forschen, welche der Entwicklung von Anhangsdrüsen Vorschub leisteten, so müssen wir unser Augenmerk auf die Functionen richten, die den Secreten der Anhangsdrüsen zufallen. Die Functionen bestehen darin, den Samen zu verdünnen und damit gleichzeitig den Samenkörperchen ein Menstruum zu liefern. So lange das Wasser diese Leistungen des Secretes übernehmen kann, werden reichliche Secretmassen von nicht so grossem Werthe sein. Es werden sich daher die Anhangsdrüsen erst im Zusammenhange mit einer innerlichen Begattung entwickelt haben, worauf bereits R. Leuckart²⁾ hinwies. Bei den Brachyuren findet nun eine innerliche Begattung statt und hier finden wir denn auch Anhangsdrüsen, während solche bei den Macruren mit seltenen Ausnahmen fehlen. Bei letzteren ist daher auch die Menge des zur Verdünnung des Samens dienenden Secretes eine beschränkte, wiederum im Anschluss an den Ausfall einer innerlichen Begattung. Das Vorkommen der mächtigen Anhangsdrüse bei Squilla würde mit unserer Anschauung im vollen Einklange sein, da auch hier, wie sich aus dem Receptaculum des Weibchens und den darin befindlichen Spermatozoen ergibt, eine innerliche Begattung stattfindet.

Literaturangaben.

Das Vas deferens von Astacus wurde von Brandt und Ratzeburg³⁾ und Milne Edwards⁴⁾ richtig dargestellt. Den erweiterten Endtheil desselben unterschied zuerst Milne Edwards als „partie protractile ou copulatrice“, indem er meinte, dass diese Partie bei der Begattung hervorgestülpt wird, eine Ansicht, die auch von Gerbe⁵⁾ und Brocchi⁶⁾ angenommen wurde, welcher letzterer dieselbe als „verge“ bezeichnete. Von Siebold nahm diese Ansicht in sein Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbel-

¹⁾ Reisebericht aus Manila. Zeitsch. f. wiss. Zool. 11. Bd. 1862. pag. 106 und 107.

²⁾ Artikel „Zeugung“ p. 898.

³⁾ Medicinische Zoologie, II. Bd., Berlin 1833.

⁴⁾ Hist. nat. d. Crustacés, I. Bd., p. 166.

⁵⁾ Faits pour servir à l'histoire de la fécondation chez les Crustacés, par Coste. Compt. rend. Bd. 46, 1858. p. 432.

⁶⁾ l. c. p. 42.

losen Thiere mit einigem Zweifel auf. Mir scheint dieser Zweifel vollkommen gerechtfertigt, und obgleich ich keine Beobachtung anführen kann, bin ich überzeugt, dass der Ductus ejaculatorius nicht ausgestülpt wird, da dies mechanisch unmöglich ist. Milne Edwards nahm die Vorstülpbarkeit dieses Abschnittes des Vas deferens für alle Dekapoden an, Brocchi für die Macruren allein.

Am Vas deferens des Hummers unterschieden Milne Edwards und Brocchi nur zwei Abtheilungen, den schmalen Anfangstheil und die „verge“, welche den beiden übrigen Abschnitten entspricht. Ebensowenig wurden die Abschnitte am Vas deferens der Languste von den beiden eben genannten Forschern unterschieden. Uebrigens gibt Milne Edwards¹⁾ eine treffliche Abbildung des Vas deferens von Palinurus, welche die später von Brocchi gelieferte übertrifft.

Während von den Galatheen das Vas deferens nur von Kölliker²⁾ als ein vielfach gewundener Canal beschrieben, aber als Hoden gedeutet wurde, besitzen wir über die Samenleiter der Paguriden mehrere Angaben. Schon Swammerdam³⁾ beschrieb ein Stück des Hodens und das Vas deferens des Bernhard l'Hermite. Er erkannte und bildete auch zwei Spiralen des Vas deferens ab. Diese lassen darauf schliessen, dass sein Bernhard l'Hermite ein Eupagurus ist. Später gaben Milne Edwards⁴⁾, Delle Chiaje⁴⁾ und Brocchi Abbildungen des Samenleiters, die jedoch von den genaueren Formverhältnissen nichts erkennen lassen. Brocchi bezeichnete den erweiterten Endabschnitt der Drüsenabtheilung als „verge“, was jedoch nicht richtig ist. Eine treffliche Beschreibung des Vas deferens von Pagurus Bernhardus (es ist wohl Paguristes) gab von Siebold⁵⁾ der auch die Spirale derselben erkannte. Später⁶⁾ sprach von Siebold auch von einem Ductus ejaculatorius, der gleichfalls mit dem erweiterten Theile des Drüsenabschnittes identisch sein dürfte. Vom Ductus ejaculatorius wurde bisher nichts gesehen, da derselbe einen kurzen Abschnitt darstellt.

Das Vas deferens der Brachyuren wurde mehrmals beschrieben

¹⁾ Règne Animal de Cuvier.

²⁾ Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtsverhältnisse etc., p. 11.

³⁾ Bibel der Natur, 1752, p. 84. Von der Zergliederung einer Krebschnecke.

⁴⁾ Descrizione e notomia degli animali etc.

⁵⁾ Bericht über die Leistungen im Gebiete d. Anat. u. Phys. der wirbellosen Thiere. Müller's Arch. 1842, p. CXXXVI, Anmkg.

⁶⁾ Lehrbuch der vergl. Anat. p. 498.

und abgebildet. Milne Edwards bildete den Samenleiter von *Carcinus maenas* bis zum Beginne des Ductus ejaculatorius ab, und Brocchi beschrieb das Vas deferens von *Portunus corrugatus*. Doch sind sowohl diese Darstellungen, als alle übrigen, die noch von beiden genannten Forschern gegeben wurden, unvollständig. Abschnitte wurden am Vas deferens nicht unterschieden — mit Ausnahme des Ductus ejaculatorius — indem fast immer bloß die durch die kreideweisse Farbe auffällige vordere Abtheilung des Drüsenabschnittes beobachtet wurde. Nur Cavo-
lini¹⁾ unterschied beim Phalangium (wahrscheinlich *Maja*) und dem Caput mortuum (*Dromia*) an dem von ihm für den Hoden gehaltenen Samenleiter zwei Abschnitte: „Der vordere Theil der Schnur hat eine weisse Milchfarbe, der hintere, nämlich der nahe am Eingange in die Rippe, pflegt durchsichtig wie Eis zu sein.“

Vollständig misverstanden wurde der durch eine Einstülpung der Haut gebildete Endtheil des Ductus ejaculatorius. Während Duvernoy²⁾ denselben bei den Macruren dem Penis der Brachyuren homolog setzt, der bei ersteren in das Vas deferens eingestülpt ist, betrachtet Brocchi diesen Endabschnitt bei den Brachyuren als das in das Ende des Vas deferens eingestülpte Ende des Penis. Doch ist diese von einer Chitincuticula überkleidete Einstülpung keine Einstülpung in das Vas deferens, sondern stellt selbst die Vas deferens-Wand vor. Daraus ergibt sich weiter, dass dieser Endabschnitt des Vas deferens bei den Macruren nicht dem Penis der Brachyuren, sondern dem gleichfalls eingestülpten Endtheil an diesem gleichzusetzen ist. Ob dieser Abschnitt bei der Begattung vorgestülpt wird, vermag ich nicht durch Beobachtung zu entscheiden.

Ueber den histologischen Bau der Samenleiter existiren nur spärliche Angaben. Lemoine fand bei *Astacus* neben der Musculatur und dem Bindegewebe dieselben Elemente im Vas deferens vor, wie im Hoden, so dass er sich die Frage anwirft, ob denn das Vas deferens nicht auch an der Erzeugung von Spermatozoen theilnimmt.

Dagegen hat Hallez vom Epithelium des Samenleiters von *Carcinus maenas* die Angabe gemacht, dass es niemals eine „prolifération endogène“ zeigt, somit keine Samenkörperchen liefert,

¹⁾ l. c. p. 145.

²⁾ Des organes extérieures de fécondation dans les Crustacés Décapodes. Compt. rend. Bd. 31, 1850, p. 343.

wenngleich es sich von dem Epithel des Hodens nicht unterscheidet. Dass jedoch Unterschiede zwischen den Zellen des Hodens und des Vas deferens bestehen, halte ich nicht für nöthig. nochmals hervorzuheben.

Brocchi wieder kam zu dem Resultate, dass bei vielen Macruren das Vas deferens und selbst der Ductus ejaculatorius Samenkörperchen produciren. Er erkannte am Vas deferens von *Scyllarus* und *Astacus* Ring- und Längsmuskeln, bei *Astacus* auch ein Epithel. Am erweiterten Endtheile des Drüsenabschnittes des Vas deferens von *Palinurus* fand Brocchi unter den Muskelfasern ein eigenthümliches Gewebe, welches man als „hypoderme“ (!?) bezeichnet, und endlich ein Pflasterepithel. Was Brocchi unter der „hypoderme“ versteht, ist schwer einzusehen; auch ist die innere Oberfläche des Vas deferens nicht von einem Pflasterepithel, sondern einem hohen Cylianderepithel bekleidet.

Die hervorragende Leiste, welche schon im Endabschnitte der Drüsenabtheilung, aber deutlicher erst im Ductus ejaculatorius sich findet und durch eine Anhäufung der Längsmuskeln gebildet wird, hatte Brocchi als „cylindre intérieur“ beschrieben, dessen Zusammensetzung aus Längsmuskeln er erkannte, sowie er bemerkte, dass derselbe sich in inniger Verbindung mit der Wand des Vas deferens befinde. Doch scheint sich Brocchi über die Bedeutung dieses „Cylindre intérieur“ nicht klar geworden zu sein.

E) Die Spermatophoren und ihre Entwicklung.

Alle von mir untersuchten Dekapoden bilden Spermatophoren, d. h. es wird die aus dem Hoden kommende Samenmasse von einem dem Vas deferens entstammenden Secrete umschlossen, welches eine feste Hülle bildet, die wieder von weiteren Secreten umgeben werden kann.

Unter den Cariden finde ich bei *Palaemon* die Spermatozoen in eine matt glänzende Hüllschicht eingeschlossen, welche im Vas deferens abgeschieden wird. Gleiches gilt für *Astacus*, *Palinurus* und *Homarus*. Bei *Astacus* ist die Spermatophorenhülle kreideweiss und erstarrt im Wasser zu einer spröden Masse: bei *Homarus* wird dieselbe noch von einem im Wasser quellenden Secrete umgeben. Während jedoch beim Flusskrebs und Hummer die Spermatophore gerade durch das Vas deferens geht, liegt dieselbe bei *Palinurus* im erweiterten Endtheile des Drüsenabschnittes aufgeknäuel. Ich fasse dies Verhältniss als ersten Schritt zur Bildung mehrfacher Spermatophoren auf, indem

man sich nur vorzustellen braucht, dass die einzige Spermatophore an den Biegungsstellen eingezwängt wird, um so in zahlreiche hinter einander folgende Spermatophoren zu zerfallen.

Schon bei *Scyllarus arctus* (Taf. IV, Fig. 48) sind zahlreiche Spermatophoren vorhanden, welche von stumpf-conischer Gestalt alle einseitig auf einer Membran angebracht sind. Bei den Galatheen sind dieselben von ähnlicher Form, doch schlanker, und besitzen einen kurzen Stiel, mit dem sie der gemeinsamen Membran aufsitzen (Taf. VI, Fig. 15). *Paguristes maculatus* bildet keulenförmige ziemlich lang gestielte Samenträger (Taf. II, Fig. 7 und 8), an deren einem Seite sich eine Secretfalte findet (Fig. 8 n). Die Länge der Spermatophore beträgt 0.182mm , ihre Breite 0.084mm .

Die Spermatophoren sowohl von *Eupagurus Prideauxii* als *E. meticulosus* sind pappelförmig (Taf. II, Fig. 6) und besitzen einen kurzen Stiel, mit welchem sie jede einzeln auf einer schlittenförmigen Masse aufsitzen. Dieser Basaltheil ist im frischen Zustande bräunlich gefärbt und zeigt eine feine, in Streifen angeordnete Punktirung. Neben der Spermatophore findet sich, an dieser angeschlossen oder auf einem kleinen Stielchen dem Schlitten aufsitzend, eine Nebenspermatophore (n), die von ähnlicher Gestalt wie die Hauptspermatophore ist. Die früher bei dem Samenträger von *Paguristes* erwähnte Secretfalte entspricht wahrscheinlich dieser Nebenspermatophore von *Eupagurus*: bei letzterem hat das Secret nur einige Spermatozoen eingeschlossen. Gelegentlich sind jedoch auch in der Nebenspermatophore von *Eupagurus* keine Samenkörperchen enthalten, und wird diese dann wie bei *Paguristes* durch eine Secretfalte repräsentirt. Die Spermatophore von *Eupagurus meticulosus* ist 0.3906mm lang und 0.1395mm breit: die Länge der Basalplatte beträgt 0.1953mm : die Nebenspermatophore misst 0.0465mm Höhe. Die Spermatophore von *Eup. Prideauxii* ist etwa 0.4185mm hoch und ihre grösste Breite beträgt 0.093mm .

Auch bei den Brachyuren finden wir, von einer einzigen Ausnahme abgesehen, unter den von mir untersuchten Repräsentanten stets Spermatophoren.

Die Porcellanen bilden Spermatophoren, welche an die der Galatheen sich innig anschliessen, und auch einseitig mit einem kurzen Stiel einer gemeinsamen Membran aufsitzen. Bei *Porcellana platycheles* sind dieselben taschenförmig. Von vorn gesehen haben sie die Form einer Scheibe, von der Seite erscheinen

sie flach citronenförmig (Taf. IV, Fig. 51 und 52). Die Wand der Spermatophore ist in der Peripherie der Scheibe verdickt, und diese Verdickung ist es, welche im optischen Schnitt die Spitze der Citrone darstellt. Die Spermatophore besitzt $0.024-0.028\text{mm}$ Höhe und 0.022mm Breite. Bei *Porcellana longicornis* sind die Spermatophoren ähnlich wie bei *Porcellana platycheles* (Taf. IV, Fig. 49) gestaltet.

Bei den übrigen Brachyuren jedoch bleiben die einzelnen Spermatophoren nicht mehr im Zusammenhang, sondern sind vollkommen von einander getrennt. Auch zeigt sich bei denselben nicht mehr jene Regelmässigkeit in der Form, indem bei einem und demselben Individuum sowohl kugelige als ellipsoidische Spermatophoren vorkommen. Bei *Pinnotheres* und *Grapsus* fand ich sie fast stets ellipsoidisch. Während bei den auf einer gemeinsamen Membran aufsitzenden Spermatophoren auch die Grösse kaum variirte, finden sich bei den Brachyuren bei einem und demselben Individuum grosse und kleine Spermatophoren vor. Die beiden Grenzen, zwischen denen die Grösse der Samenträger schwankt, sind einerseits durch die Maximalausdehnung des Zuleitungsabschnittes, an dessen Ende die Spermatophoren gebildet werden, andererseits dadurch bestimmt, dass nur ein einziges Samenkörperchen eingeschlossen werden kann. Mit der ersten Grenze ergibt sich aber auch, dass da, wo der Eingangsabschnitt breit ist, grosse, wo er eng ist, kleine Spermatophoren gebildet werden, so dass bei den grossen Brachyuren grosse, bei den kleinen kleine Spermatophoren gebildet werden.

Die einzige Ausnahme, von der ich oben sprach, macht *Dromia vulgaris*. Hier wird die Samenmasse nicht in einzelne Ballen abgetheilt, sondern als Ganzes von einem gelbglänzenden Secrete umgeben, das in rundlichen Ballen und halbringförmigen Massen um die Spermamasse gelagert ist.

Es bleibt noch die Frage zu beantworten, wie die Spermatophoren entstehen. Natürlich handelt es sich nur um die Entstehung der merkwürdigen Einzelspermatophoren der Galatheen und ihrer Verwandten, der Paguren und Brachyuren. Denn da, wo solche nicht gebildet werden, wie bei den Cariden, Astaciden, Thalassiniden und *Dromia* wird einfach die ganze Samenmasse von einer Hülle umschlossen, die im Vas deferens abgeschieden wird. Doch bietet uns die Umschliessung der Spermamasse beim Hummer insofern Interesse, als wir hier zweierlei Secrete finden, das eine, welches im Zuleitungsabschnitt

abgeschieden wird, gelbglänzend, und die eigentliche Spermatophorenhülle erzeugend, das andere, im Drüsenabschnitte des Samenleiters gebildet, von mehr blasiger Beschaffenheit. Beide Secrete finden wir bei den Galatheen, Paguren und Brachyuren wieder.

Um die Bildung der Spermatophoren bei den Galatheen und den Verwandten zu verstehen, müssen wir auf den Bau des Vas deferens unser Augenmerk richten. Es fällt dabei die Spirale zuerst auf und sie ist es auch, welche die Bildung von zahlreichen Spermatophoren veranlasst. Die Samenmasse wird, wenn sie aus dem Hoden kommt, von einer Hülle umschlossen, und gelangt in die Spirale, wo sie in einzelne Abtheilungen geschieden wird. Da die Spirale regelmässig ist, so werden die Spermatophoren gleich gross sein; aus der Regelmässigkeit der Spirale erklärt sich aber auch die einseitige Anreihung der Spermatophoren, indem die Richtung des Weges, den jede Abtheilung zurücklegt, stets dieselbe ist. Wenn die Spermatophoren die Spirale verlassen, besitzen sie bereits einen Basaltheil, mit dem sie unter einander zusammenhängen. Dieser färbt sich stärker roth als die Hülle der Spermatophore, und dies erlaubt den weiteren Schluss, dass in der Spirale und wahrscheinlich schon in dem derselben vorangehenden breiten Abschnitte des Vas deferens ein sich mit Carmin stärker färbendes Secret abgeschieden wird. Auf Grund dessen habe ich auch die Grenze zwischen dem Zuleitungsabschnitt und Drüsenabschnitt des Vas deferens an den Anfang des der Spirale vorangehenden verbreiterten Abschnittes gesetzt, wo auch ein höheres Cylinderepithel auftritt.

Die einzelnen Samenmassen gelangen aus der engen Spirale in einen erweiterten Abschnitt und legen sich an einander, wodurch sie sich zusammendrücken und pappelförmig werden. Nach den beiden anderen Seiten werden sie von den Wänden des Vas deferens gedrückt, dessen Lumen bereits in der Spirale spaltförmig ist. Die Basis der Spermatophoren liegt an der convexen Seite der Krümmung des Vas deferens. Anfangs sitzen die Spermatophoren einzeilig der Membran auf; sobald sie aber in den erweiterten Abschnitt des Vas deferens gelangen, legt sich die Schnur zickzackförmig zusammen und wir finden dann im Endabschnitte im Querschnitte stets eine grosse Anzahl von Spermatophoren.

Im folgenden Theil des Vas deferens wird noch ein Secret abgeschieden, welches um sämmtliche Spermatophoren ein Rohr bildet.

Auf ganz gleiche Weise geht die Bildung der Spermatophoren bei *Paguristes* vor sich. Hier bleiben dieselben jedoch nur eine ganz kurze Strecke einzeilig, bald nachdem sie aus der Spirale in den folgenden Theil des Vas deferens gelangt sind, reihen sie sich auf. Da die aufgereihten Spermatophoren bis zur Geschlechtsöffnung noch eine ansehnlich grosse Strecke zurückzulegen haben, ist auch das sie umhüllende, von Secret gebildete Rohr viel dicker in seinen Wänden.

Bei *Eupagurus* vollzieht sich die Bildung der Spermatophoren in der zweiten Spirale. Das Vas deferens besitzt im ganzen Verlaufe ein spaltförmiges Lumen, indem an der convexen und concaven Seite das Epithel ganz niedrig, auf den seitlichen Partien sehr hoch ist. In der zweiten Spirale und dem nachfolgenden Abschnitte des Vas deferens hat das Lumen eine merkwürdige Form, die am besten aus der Abbildung auf Taf. II Fig. 5) klar wird. In der ersten Spirale und vielleicht auch noch in der auf diese folgenden engen Abtheilung wird um die Samenmasse ein helles Secret abgeschieden. Die umhüllte Masse gelangt nun in die zweite Spirale und wird dort in einzelne sackförmige Partien abgetheilt. Regelmässig bleiben zwischen zwei solchen Säcken einige Spermatozoen in dem alle Spermatophoren vereinigenden Secrete und stellen die Nebenspermatophoren dar. Auch hier liegt die Basis der Samenträger an der convexen Seite der Spirale. Diese Basis besteht aus einem sich stark roth färbenden Secret, das somit schon vor dem Eintritt in die zweite Spirale abgesondert worden sein muss. Nun gelangen die Spermatophoren in den engen Gang und werden einzeln eine hinter der anderen durchgezogen. Dadurch wird die in der Spirale einheitliche Basis, auf welcher wie bei *Galathea* die Spermatophoren aufsitzen, in schlittenförmige Massen getrennt: auf diesem Schlitten fährt die Spermatophore durch den engen Abschnitt, wobei der erstere vorangehend in der Erweiterung (!) wie in einem Falz läuft. Angelangt in dem erweiterten Abschnitt der Drüsenabtheilung, reihen sich die Spermatophoren aneinander. Da die Strecke, welche die aneinander gereihten Spermatophoren bis zum Ductus ejaculatorius noch zurückzulegen haben, kurz ist, erscheint auch die Hülle, die alle Samenträger einschliesst, dünn.

Bei *Porcellana* geht die Bildung der Spermatophoren, wie bei den *Galatheen* vor sich. Bei den übrigen *Brachyuren* fällt jedoch bei dem Mangel einer regelmässigen Spirale, wie sie noch *Porcellana* besitzt, auch die Bildung gleich grosser, regelmässig gestalteter und einreihig angeordneter Spermatophoren aus.

Schon bei *Porcellana* ist die Spirale im Rückgang, indem sie nur wenige Windungen zeigt. Statt dieser Spirale macht das Vas deferens an der Uebergangsstelle des Zuleitungsabschnittes in den Drüsenabschnitt einige scharfe Windungen, die als die rückgebildete Spirale aufgefasst werden können. Die Samenmasse wird im Zuleitungsabschnitt von einer glänzenden Hülle umgeben und gelangt so an die genannte Stelle. Dasselbst wird sie, offenbar durch die scharfen Windungen des Vas deferens, zertheilt; die Theilstücke fallen in den sich erweiternden folgenden Abschnitt, wo sie von dem anderen Secrete umgeben werden. Es entsprechen somit die Spermatophoren der Brachyuren denen der Maeruren; sie sind hier nur unregelmässig. Die kleinen Spermatophoren der Brachyuren, die etwa 1—10 Samenkörperchen einschliessen, kann ich mir nur so entstanden denken, wie die Nebenspermatophoren der Paguriden, indem bei Bildung der Spermatophoren zwischen letzteren einige Samenkörperchen abgetrennt werden, und so eine eigene Spermatophore bilden, welche der Nebenspermatophore der Paguriden entspricht.

Bei *Dromia* möchte der Mangel einer raschen Erweiterung des Vas deferens, sowie das Fehlen von scharfen Biegungen die Bildung von getrennten, einzelnen Spermatophoren gehindert haben.

Literaturangaben.

Die Spermatophoren eines *Eupagurus* wurden bereits von Swammerdam¹⁾ gesehen. Er fand, „dass der Inhalt des Ausführungsganges aus lauter regelmässigen Theilchen, wie runde sehr kleine Küglein bestand.“ Cavolini²⁾ sah bei seinem als Phalangium (wahrscheinlich *Maja*) aufgeführten Brachyuren gleichfalls die Spermatophoren. „Betrachtete ich,“ so schreibt er, „die weisse Materie unter dem Mikroskope, so zeigte es sich, dass sie aus einer Menge Bläschen bestand, die eine kernige Materie enthielten, wie die Samenmaterie der Thiere. Diese Bläschen sind beim Phalangium vollkommener als beim Todtenkopfe (*Dromia*) und der platten Krabbe (*Grapsus*).“ Bei *Dromia* fehlen in der That die Spermatophoren, wie sie die übrigen Brachyuren zeigen, bei *Grapsus* sind sie der Beobachtung entgangen.

Diese beiden Beobachtungen sind jedoch, da sie wenig Auffallendes boten, unbeachtet geblieben. Im Jahre 1841 wurden die

¹⁾ Bibel der Natnr. Von der Zergliederung einer Krebschnecke, p. 84.

²⁾ Abhandlung über die Erzeugung der Fische und Krebse, p. 146.

Spermatophoren durch Kölliker¹⁾ zum zweiten Male entdeckt, und zuerst genauer beschrieben. Kölliker sah „die Samenschläuche“ jedoch nicht als Spermatophoren an, sondern war, da er die Schläuche auch im Hoden fand — Kölliker rechnete wohl den Anfang des Vas deferens noch zum Hoden — der Ansicht, dass eine jede Spermatophore aus einer Zelle entstände, und in ihr sich die Strahlencellen entwickelten. v. Siebold²⁾ zeigte aber, dass die Samenschläuche durch Umhüllung der Spermatozoen, welche sich ausserhalb dieser Schläuche im Hoden entwickeln, von einem Secrete des Vas deferens gebildet werden.

Lallemant³⁾, der die gemeine Krabbe untersuchte, kam zu demselben Resultate, dessen Richtigkeit später auch durch Kölliker⁴⁾ bestätigt wurde.

Brocchi⁵⁾ beschrieb bei einer Anzahl Macruren als Brachyuren die Spermatophoren: doch bezeichnet er nicht als solche die der Galatheen, Paguriden und Scyllaruss. Brocchi beobachtete nämlich, dass die eigenthümlichen Spermatophoren der genannten Macruren aus dem spermatogenen Epithel hervorstachen, welches sowohl den Hoden, als den ganzen Samenleiter auskleidet. Hat dabei Brocchi den Fehler begangen, auch für das Vas deferens ein spermatogenes Epithel zu behaupten, so machte er den noch grösseren, Secrethäufchen, vielleicht auch Nebenspermatophoren, für unentwickelte Spermatophoren zu halten.

Brocchi hält sich nun, um zu bestimmen, ob diese Samenschläuche Spermatophoren zu nennen seien, an den Satz Milne Edwards⁶⁾: „Il me paraît également évident que toutes les parties de ces singuliers appareils s'organisent peu-à-peu sans qu'il y ait jamais continuité entre leurs tissus et ceux de l'animal chez lequel ils se forment.“ Da Brocchi aber das Hervorsprossen der Samenschläuche aus dem Epithel zu beobachten glaubte, war er consequent, dieselben nicht

¹⁾ Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtsverhältnisse etc.

²⁾ Bericht über die Leistungen im Gebiete der Anat. etc. Müller's Arch. 1842, p. CXXXVI. Anmkg.

³⁾ Observations sur l'origine etc. des Zoospermes. Ann. d. scienc. nat. 2. s. t. 15

⁴⁾ Die Bildung der Samenfasern in Bläschen, p. 32.

⁵⁾ Recherches sur les organes génitaux mâles etc.

⁶⁾ Observations sur la structure et les fonctions de quelques Zoophytes Mollusques et Crustacés. Ann. d. scienc. nat. 2. sér., t. 18, 1842, p. 346.

als Spermatophoren zu bezeichnen. Hallez¹⁾ nennt wieder die Spermatophoren der Brachyuren „Kystes“ und bestreitet gegenüber einer früheren Angabe von Brocchi²⁾, dass die Brachyuren solche bildeten. Hallez begeht dabei eine Inconsequenz, indem er einer von ihm gegebenen Definition zuwider handelt. Allerdings sind die von Brocchi erwähnten Körper aus der Bursa copulatrix nicht die Spermatophoren der Brachyuren, wie auch Hallez erkannte. In der Bursa copulatrix findet man nämlich grosse kugelförmige Massen, die aus Secret und den Spermatophoren bestehen. Eine solche Masse entspricht vielleicht der bei einer Ejaculation ausgestossenen Samenmenge. Die Bruchstücke dieser Ballen nun hielt Brocchi für die Bruchstücke der Spermatophoren; doch erklärte er dies nur für eine Möglichkeit. Brocchi wies die Inconsequenz Hallez' nach und bestätigte jetzt seine frühere Untersuchung, nachdem ihm die eigentlichen Spermatophoren bekannt wurden.

Dieser theilweise sophistisch geführte Streit ist jedoch ein höchst müssiger und nur durch unvollkommene und missverständene Definitionen des Wortes „Spermatophore“, sowie in Folge falscher Beobachtungen entstanden.

Ich muss allen den Samenkapseln die Bezeichnung einer Spermatophore ertheilen; denn zum Begriff der Spermatophore gehört eine Hülle, welche von einem erstarrenden Secrete des Ausführungsganges hergestellt wird und dazu dient, eine Anzahl Spermatozoen aufzunehmen und denselben als Uebertragungsapparat an den weiblichen Körper zu dienen.

Allerdings lässt sich in der Beschaffenheit der Secrete schwer eine Grenze ziehen und hat man daher ein gewisses Recht, alle Secrete, die zur Sicherung der Ueberführung des Sperma dienen, als Spermatophoren zu bezeichnen. Ich lege daher auf das Attribut „erstarrend“ Gewicht; denn durch die Erstarrung der Hülle erhält die ganze Masse eine concretere Gestalt, wodurch ein selbstständiger Körper zu Stande kommt. Man wird daher die Bezeichnung „Spermatophore“ auf jene Fälle beschränken müssen, die der oben gegebenen Definition Genüge leisten.

Die Spermatophoren der Galatheen und Paguriden wurden von Kölliker richtig beschrieben. Kölliker lässt die Samenschläuche aus zwei Häuten bestehen; doch existirt nur eine

¹⁾ Compt. rend. 1874, Bd. 79, p. 245.

²⁾ Observations sur les Spermatophores des Crustacés décapodes. Compt. rend. Bd. 78. 1874, p. 855.

Membran und ist die innere Hant Köl liker's bloß die innere Grenze der einzigen Hülle.

Dass die Spermatophoren von *Pagurus* einseitig auf einer verdickten Leiste einer Röhre, in welche sie gehüllt sind, aufsitzen, hat zuerst von Siebold erkannt. Diese Secretröhre ist jedoch nur bei *Paguristes* durch auffallende Dicke ausgezeichnet, während sie bei *Galathea* dünn ist, bei *Eupagurus* sich kaum nachweisen lässt, da bei letzterem Thiere die Spermatophoren einzeln in den Endabschnitt des Vas deferens gelangen und dort nicht so regelmässig angeordnet sind, wie in den anderen Fällen.

Ueber das Agens, welches die Spermatophoren zum Platzen bringt, kann ich mich nur vermuthungsweise äussern. Nach R. Leuckart¹⁾ geht bei *Astacus* „die Entleerung“ der Spermatophore, nachdem sie an den weiblichen Thorax angeklebt ist, „dadurch von Statten, dass die äusseren Wände allmählig immer mehr erhärten und den Inhalt zusammendrücken, bis dieser entweder seine Umhüllung sprengt oder (bei *Astacus* auch) aus dem vorderen offenen Ende der Spermatophoren hervortritt“. Ich selbst sah, wenn ich ein Stück der Spermatophore auf den Objectträger legte und Wasser zusetzte, dass das Sperma hervortrat.

Bei den *Galatheen* und *Paguren* soll es nach P. Mayer²⁾ das Wasser nicht sein, welches die Spermatophoren zum Platzen bringt; es ist dann immerhin möglich, dass das vor der Eiablage vom Weibchen abgeschiedene Secret, welches später zur Befestigung der Eier an den Beinen dient, einen Einfluss auf die Sprengung der Spermatophoren hat; es könnte dies auch bei *Astacus* der Fall sein, wie P. Mayer vermuthet.

Bei den *Brachyuren* werden die Spermatophoren wahrscheinlich in der Bursa copulatrix des Weibchens aufgelöst.

Bei *Galathea squamifera* sah ich die Spermatophoren stets an der Spitze platzen (Taf. VI, Fig. 15), wenn ich sie drückte; bei *Eupagurus* springen dieselben nach P. Mayer durch einen Längsriss auf.

II. Aeussere Geschlechtscharaktere.

Als äusseren Geschlechtscharakter des Männchens der Dekapoden finden wir die Lage der Geschlechtsöffnung an dem Grund-

¹⁾ Artikel „Zzeugung“, p. 990.

²⁾ l. c. p. 214.

gliede des letzten Brustfusses; bei *Grapsus* rückt die Mündung des Vas deferens an die Einlenkungsstelle des Coxalgliedes am Thorax. Während bei den *Macruren* die Geschlechtsöffnung meist auf einer wulstförmigen Erhöhung liegt, finden wir bei den *Brachyuren* einen Penis, der durch röhrenförmige Verlängerung des Integumentes um die Geschlechtsöffnung gebildet ist. Einen solchen Penis sah ich unter den *Macruren* auch bei *Penaeus affinis*. Doch dürfte derselbe hier kaum durch den mit einer Chitintima versehenen ausgestülpten Endtheil des Vas deferens gebildet sein, sondern wie bei den *Brachyuren* als Penis zu deuten sein, welcher sich als Erbstück von den Schizopoden, bei denen derselbe eine bedeutende Grösse erreicht, erhalten hat.

Bei *Palinurus* und *Scyllarus* ist die Geschlechtsöffnung von einem deckelförmigen Vorsprung bedeckt.

Der Penis der *Brachyuren* ist in den meisten Fällen weichhäutig, nur bei *Dromia vulgaris* steif. Seine Form ist bald mehr cylindrisch, bald spitzkegelförmig. Was seinen histologischen Bau anbelangt, so folgt auf die Chitinhaut die aus Cylinderzellen gebildete Matrix; zwischen ihr und dem Vas deferens, das mitten durch den Penis hindurchzieht, findet sich ein Balkenwerk von Bindegewebe; die Räume, welche zwischen den Balken bleiben, werden vielleicht bei der Begattung mit Blut erfüllt, wodurch eine Erection des Penis zu Stande kommen dürfte.

Indem ich von einem eingehenderen Citiren der Literatur Abstand nehme, hebe ich nur hervor, dass Milne Edwards den Penis der *Brachyuren* als umgestülpten Endtheil des Vas deferens anzusehen scheint; doch äusserte sich schon Leuckart¹⁾ dahin, dass der Penis als eine „Weiterentwicklung der wulstförmig aufgeworfenen Ränder der Genitalöffnung“ zu deuten sein könnte.

Ausser diesem Charakter besitzt das Männchen noch andere Eigenthümlichkeiten, unter denen in erster Linie die in allen Dekapodenfamilien auftretende Umbildung der ersten Beinpaare des Abdomens hervorzuheben ist.

Bei *Palaemon rectirostris* ist der innere Ast des ersten Abdominalfusses (Taf. VI, Fig. 10 i) viel stärker entwickelt als beim Weibchen; bei *Virbius viridis* übertrifft derselbe nicht den gleichen Ast des Weibchens, und bei *Alpheus ruber* ist der Innenast sogar schwächer als der betreffende des weiblichen Geschlechtes. Die geringere Ausbildung des inneren Astes des

¹⁾ Zur Morphologie und Anatomie der Geschlechtsorgane. Göttingen 1847. p. 43.

ersten Abdominalfusses bei Virbius und Alpheus als bei Palaemon ist wohl als Rückbildung dieses Astes aufzufassen.

Bei *Penaeus affinis* fand ich den inneren Ast des ersten Abdominalfusses umgebildet zu einem mit vielen Nebenanhängen versehenen Halbrohr, das sich mit dem der anderen Seite zu einer Röhre zusammensetzt (Taf. VI, Fig. 13 i). Die Halbrihren beider Seiten sind ungleich entwickelt.

Penaeus führt uns zu den Verhältnissen, wie sie die Astaciden zeigen; nur finden wir hier am 1. Abdominalsegmente ausschliesslich ein röhrenförmig zusammengerolltes (*Astacus*) oder halbrinnenförmiges Glied (*Homarus*), welches dem inneren Aste des *Penaesus*fusses entspricht.

Ist bei den Astaciden am 1. Abdominalfuss schon der äussere Ast überall weggefallen, so fällt bei *Astacoides* auch der innere Ast aus, und fehlt bei den Thalassiniden (*Gebia*, *Callinaxis*), sowie bei den Palinuren gleichfalls. Andererseits wurde das umgebildete Bein des 1. Abdominalsegmentes von den Astaciden auf die Galatheen vererbt, die es weiter an die Paguren überlieferten, wo es bei *Paguristes* in derselben Form erhalten bleibt, während es bei *Eupagurus* verkümmerte. Mit Ausnahme von *Porcellana* ist bei sämtlichen Brachyuren das erste Abdominalbeinpaar erhalten und übertrifft an Grösse das zweite.

Am zweiten Abdominalbeinpaare findet sich bei *Alpheus*, *Virbius*, *Athanas* und *Palaemon* an der Innenseite des inneren Astes ein accessorischer Nebenast (Fig. 11 b), der griffelförmig ist und mit steifen Borsten besetzt erscheint. Bei *Penaeus* findet sich dieser Nebenast gleichfalls, schliesst sich jedoch in seiner Ausbildung an die Astaciden an. Bei *Astacus*, ebenso bei *Homarus* (Fig. 12 b) ist dieser Nebenast als schwach gebogenes Halbrohr vorhanden; er ist dem accessorischen Nebenaste der Cariden zweifellos homolog.

Bei *Palinurus* findet sich am zweiten Abdominalsegmente eine ovale Platte, während bei *Scyllarus* zwei solche, hier säbelförmig gestaltete Blätter vorhanden sind. Bei *Palinurus* ist das innere Blatt ausgefallen, welches durch einen Höcker angedeutet ist.

Bei den Thalassiniden (*Gebia*, *Callinaxis*) sind an dem genannten Segmente gewöhnliche zweikästige Schwimmfüsse, wie sie die übrigen Abdominalsegmente tragen.

Bei den Galatheiden ist das zweite Abdominalbein dem vorhergehenden ersten in seiner Gestalt ähnlich, ist am Ende

löffelförmig wie dieses. Es wird wohl auch dem Innenaste des 2. Abdominalfusses entsprechen, so dass der äussere Ast weggefallen wäre. In ähnlicher Form wie bei *Galathea* finden wir dieses Beinpaar bei *Paguristes* wieder, während *Eupagurus* diese Beine fehlen. Bei *Porcellana* ist dieses Beinpaar das einzige, welches am männlichen Abdomen zur Entwicklung gelangt. Dieses Extremitätenpaar finden wir bei allen *Brachyuren* vor, und zwar ist es schwächer entwickelt als das erste.

Doch beschränken sich die Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen nicht bloss auf die beiden ersten Abdominalfüsse, sondern greifen bei einigen Familien sogar auf alle über. Dies finden wir bei den *Galatheiden*, unter welchen bei *Galathea* die drei auf die beiden ersten folgenden Abdominalbeine einästige dreigliedrige Schwimmfüsse sind (Taf. II, Fig. 12); das erste Glied dieser ist plattenartig erweitert und mit langen Borsten versehen. Bei *Munida rugosa* (Fig. 13) ist das Bein fast nur von dem erweiterten Grundgliede gebildet, das hier mit viel längeren Borsten besetzt ist, während ein kleiner Stummel die beiden Endglieder vertritt.

Bei *Palinurus* und *Scyllarus* sind mit Ausnahme des letzten Abdominalfusses die übrigen durch ovale, dem äusseren Ast entsprechende Plättchen dargestellt, während der innere Ast durch einen Stummel angedeutet wird. Letzterer ist beim Weibchen mächtig entwickelt.

Die männlichen *Paguriden* besitzen an dem 3., 4. und 5. Abdominalsegmente linkerseits spaltästige Füsse, wo jedoch bloss der Aussenast stärker entwickelt ist und eine mit langen Borsten versehene schlanke Platte darstellt, während der innere Ast durch einen kleinen Stummel vertreten wird.

Aus den Abdominalbeinen der *Paguriden* und *Loricaten* werden sich die der verwandten *Galatheen* verstehen lassen. In beiden Familien finden wir den Aussenast stark entwickelt, während der Innenast stummelförmig ist, und es entspricht der einästige Abdominalfuss von *Galathea* somit wahrscheinlich dem äusseren Ast, während der Innenast vollkommen fehlt.

Mit Ausnahme von *Porcellana* fehlen bei allen *Brachyuren* die übrigen Abdominalfüsse. Nur bei *Porcellana* ist das sechste Abdominalbeinpaar wie bei den *Macruren* entwickelt, und bei der männlichen *Dromia vulgaris* findet sich am 6. Abdominalsegment ein kleiner beweglicher Anhang, der eine rudimentäre Extremität darstellt.

Neben den Füssen des Abdomens können auch andere Extremitäten beim Männchen verändert sein. So finde ich, dass bei dem männlichen *Palaemon rectirostris* und *Virbins viridis*, wo die Männchen viel kleiner als die Weibchen sind, der die Riechborsten tragende Ast der ersten Antenne nicht nur relativ (im Verhältnis zur Körpergrösse), sondern absolut grösser als beim Weibchen ist, und einen viel reicheren Besatz mit Riechhaaren zeigt. Ferner ist die männliche erste Antenne von *Galathea*, *Munida* und *Paguristes* gestreckter als die weibliche: ob auch reicher mit Riechhaaren versehen, konnte ich wegen der bedeutenden Anzahl von diesen nicht erkennen.

Bei den Männchen der meisten Dekapoden haben sich auch die ersten Thoracalfüsse kräftiger entwickelt. Und zwar sind entweder beide stärker als beim Weibchen (wie bei den meisten *Oxyrhynchen*, *Grapsus*, einigen *Macruren*), oder nur der eine, entweder der rechte oder der linke, was für eine Art durchaus nicht constant zu sein scheint (die meisten übrigen *Brachyuren*, *Homarus*, *Alpheus*). Bei den Paguren ist es immer ein bestimmtes Bein, entweder das rechte, wie bei *Eupagurus*, oder das linke, wie bei *Paguristes*, welches stärker entwickelt ist, was theilweise durch die Asymmetrie des Körpers bedingt zu sein scheint.

Was die übrigen Thoracalfüsse anbelangt, so fand ich bei einem Männchen von *Maja Squinado* sämtliche Thoracalfüsse länger als beim Weibchen: auch hat das Männchen von *Pinnotheres veterum* gedrungener und reicher mit Schwimmborsten besetzte Brustfüsse.

In der Regel ist das Männchen schlanker als das Weibchen. Seine Grösse ist häufig bedeutender als die des Weibchens: doch gibt es Fälle, wo das Männchen kleiner ist (*Palaemon rectirostris*, *Penaus affinis*, *Virbins viridis*, *Pinnotheres veterum*).

Das männliche Abdomen ist mit Ausnahme der Paguren in fast allen anderen Fällen schlanker, während das weibliche breit, stark gehöhlt ist, und die Seitenplatten tiefer herabreichen. Umfangreiche Seitenplatten fand ich bei einigen Cariden, wo die Breite des Abdomens nicht so auffällig ist, wie bei den weiblichen Astaciden und Galatheen. Bei *Porcellana* und den übrigen *Brachyuren* ist das männliche Abdomen schlank, wogegen das weibliche breit und gehöhlt erscheint. Die Form des männlichen Abdomens ist dreieckig oder rechteckig. In vielen Fällen

hat dasselbe seine vollzählige Gliederung verloren, indem das 3., 4. und 5. Segment mit einander verschmolzen. Die Verschmelzung findet sich in allen Gruppen vor und möge folgende Zusammenstellung dies beleuchten:

Notopoden:	Porcellana	Abdgl. 7
	Ethusa mascarone	„ 5
	Dromia vulgaris	„ 7
Oxystomen:	Ilia nucleus	„ 5
Oxyrhynchen:	Maja Squinado	„ 7
	Stenorhynchus phalangium	„ 6
	Eurynome aspera	„ 7
	Lambrus angulifrons	„ 5
	Inachus thoracicus	„ 6
Cyclometopen:	Eriphia spinifrons	„ 7
	Pilumnus hirtellus	„ 7
	Portunus depurator	„ 5
	Carcinus maenas	„ 5
Catometopen:	Pachygrapsus marmoratus	„ 7
	Plagusia clavimana	„ 5

Diese Reduction der Gliederung des Abdomens muss als eine für den Act der Begattung günstige Bildung angesehen werden, und hat sich in allen Gruppen der Brachyuren wahrscheinlich selbstständig entwickelt.

Bei *Pachygrapsus marmoratus* sind das 3., 4. und 5. Segment nicht mit einander verschmolzen, wohl aber in festerer Verbindung mit einander.

Bei *Stenorhynchus phalangium* und *Inachus thoracicus*, welche ein sechsgliedriges Abdomen besitzen, sind das 6. und 7. Segment mit einander verschmolzen.

Endlich wären noch einige weniger auffällende Farbunterschiede zwischen Männchen und Weibchen zu erwähnen. So ist das Männchen von *Eupagurus Prideauxii* und *Pachygrapsus marmoratus* lebhafter gefärbt. Auch fiel mir die lebhaftere Färbung der Männchen von *Palaeomon rectirostris* zur Brunstzeit (Beginn des Winters) auf.

Durch eine eigenthümliche Brustplatte ist das Männchen von *Inachus thoracicus* ausgezeichnet. Nur bei *Inachus leptochirus* findet sich noch eine ähnliche Bildung, die jedoch hier weit schwächer und weniger auffallend ist. Bei den Männchen aller übrigen *Inachus*-arten sind ähnliche Bildungen nicht beobachtet.

Es ergibt sich aus den eben aufgeführten Untersuchungen das Resultat, dass sich accessorische Geschlechtscharaktere in allen Familien der Dekapoden vorfinden.

Bisher hatte man bei den Cariden das Vorhandensein secundärer Geschlechtscharaktere gelehnet. Es war von Siebold¹⁾, welcher den Mangel dieser Charaktere bei den meisten Cariden hervorhob: doch waren von Siebold Fälle bekannt, wo sich solche vorfanden. Erst Milne Edwards²⁾ behauptete, dass sich secundäre Geschlechtscharaktere bei den Cariden nicht finden und Brocchi³⁾ kam zu dem gleichen Resultate. Allerdings legten die beiden letzten Forscher das Hauptgewicht darauf, dass die umgebildeten Beine des Abdomens auch bei der Copulation Dienste leisten. Bei den Penaeen kannte Brocchi die umgebildeten Innenäste des ersten Abdominalbeinpaars, während ihm die des zweiten Paares entgingen.

Es waren jedoch auch bei anderen Cariden Geschlechtsunterschiede bekannt. So hat Joly⁴⁾ bei *Caridina Desmaresti* den Innenast des 1. Abdominalfusses beim Männchen sichelförmig gefunden; ferner soll an den anderen Abdominalfüssen ein Nebenast vorkommen: dieser Nebenast gehört wohl nur dem 2. Abdominalbeinpaare an, und wenn Joly in der Tafelerklärung das betreffende Bein als das dritte bezeichnet so ist dies ein Irrthum, wie der, dass ein Nebenast sich auch an den anderen Beinen des Abdomens fände. Joly hält das neben dem Nebenast vorkommende Retinaculum als das vielleicht bei der Begattung fungirende Organ. Auch sollen nach den Beobachtungen desselben Forschers die Basalglieder aller Abdominalfüsse beim Männchen dicker und fleischiger sein, dagegen die beiden Endblätter eine geringere Länge und Breite als beim Weibchen besitzen. Von Siebold⁵⁾ gab für *Crangon* an, dass der Innenast des ersten Abdominalfusses beim Männchen sehr entwickelt und haarlos ist. Ferner hat Heller⁶⁾ von einer Anzahl Cariden die umgebildeten Beine des männlichen Abdomens

¹⁾ Lehrbuch der vergleichenden Anat. d. wirbellosen Thiere. Berlin, 1848 p. 499.

²⁾ Leçons sur la Physiologie et l'Anat. comp. t. IX. Paris, 1870. p. 256. Anmerk.

³⁾ l. c. p. 31 und 119.

⁴⁾ Sur les mœurs, le développement et les métamorphoses d'une petite Salicote d'eau douce. Ann. d. scienc. nat. 2. sér. XIX. Bd. 1843 pag. 43.

⁵⁾ l. c. p. 499.

⁶⁾ Die Crustaceen des südlichen Europa. Wien 1863.

beschrieben. Bei *Crangon cataphractus* fand er am 2. Abdominalfusse einen kleinen Nebenast, bei der Gattung *Palaemon* zwei solche Anhänge; doch ist der innere dieser beiden Nebenanhänge das Retinaculum. Bei *Sicyonia sculpta* sollen die beiden ersten Abdominalfüsse noch einen inneren Anhang besitzen, der dem von *Penaeus* ähnlich ist. Brocchi¹⁾ beobachtete bei *Atya scabra*, dass das erste Beinpaar des Abdomens anders gestaltet ist als das zweite und die folgenden; aus seiner Beschreibung ist jedoch nicht zu ersehen, ob dies ausschliesslich eine Bildung des Männchens ist.

Meine Beobachtungen von umgebildeten Beinen bei den Männchen von *Penaeus*, *Palaemon*, *Alpheus*, *Virbius* und *Athanas* dazugenommen, kann wohl behauptet werden, dass bei allen Cariden sich secundäre Geschlechtscharaktere, welche in der Umbildung der beiden ersten Abdominalbeinpaare bestehen, vorfinden werden.

Ob die Nebenanhänge dieser Beine eine Rolle bei der Begattung spielen (*Penaeus* ausgenommen, wo dies mit Rücksicht auf das von *Astacus* Bekannte höchst wahrscheinlich ist), lässt sich nicht bestimmt entscheiden, da jede Beobachtung über den Vorgang der Begattung bei den Cariden fehlt. Für jeden Fall sind die Auszeichnungen der beiden ersten Abdominalbeine des Männchens bei den Cariden in Rückbildung begriffen. Denn die *Penaeen*, von welchen wohl die übrigen Cariden abstammen, haben die Innenäste der beiden ersten Abdominalbeine zu einem complicirten Apparat ausgebildet, den sie aber schon von den Schizopoden übernommen haben, unter welchen die männliche *Euphausia* ebenfalls die Innenäste der beiden ersten Abdominalbeine zu einem sehr complicirten Apparat umgebildet hat.

Bei den meisten übrigen Dekapoden sind die beiden ersten Abdominalfüsse beim Männchen umgebildet.

Beim Hummer erkannte jedoch Brocchi nur das erste umgebildete Bein des Männchens, während ihm der Nebenast des zweiten entging.

Die zahlreichen Modificationen, denen die beiden ersten Abdominalbeinpaare unterliegen, führten Brocchi zu dem bereits bekannten und vielleicht zuerst von Duvernoy²⁾ formulirten

¹⁾ a. a. O. p. 32.

²⁾ Des organes extérieures de fécondation dans les Crustacés décap. Compt. rend. Bd. 31, 1850, p. 344.

Resultate, dass die Formverschiedenheiten dieser Beine nicht nur bis zur Gattung, sondern selbst zur Art hinabgehen.

Es wird nun auch eine Erklärung dieser auffallenden Thatsache gesucht werden müssen.

Vor Allem wird die grosse Variabilität secundärer Geschlechtscharaktere vor Augen zu behalten sein. Nur durch diese sind die in jeder Art verschieden gestalteten männlichen Beine der Astaciden zu erklären. Bei den Dekapoden dagegen, welche eine innere Begattung haben, wie die Brachyuren, dürfte diese Variabilität noch durch ein anderes Moment unterstützt worden sein. Es ist ein ähnliches, wie ich es bereits früher zur Erklärung der sogar in jeder Art verschiedenen Form der Samenkörperchen herangezogen habe, nämlich der Nutzen, den eine Verschiedenheit so wichtiger Organe für die Verhütung einer zu grossen Verbastardirung hat. Durch diese Verschiedenheit der Begattungsorgane in Form, Grösse u. s. f. bei den verschiedenen Arten wird eine Kreuzung mit anderen Arten schon mechanisch unmöglich.

Ich kann nicht unerwähnt lassen, dass ich auch bei Weibchen von *Astacus fluviatilis* das erste Abdominalbeinpaar männlich gebildet fand. In einigen Fällen war das Bein halbrinnenförmig, in anderen vollkommen ebenso gerollt, wie beim Männchen; immer jedoch besass das Bein eine geringere Länge, als dasselbe beim Männchen zu besitzen pflegt. Da die Ovarien vollkommen normal entwickelt waren, und Weibchen mit solchen männlichen Beinen auch Eier abgelegt hatten, so möchte ich diese Erscheinung als eine Uebertragung männlicher Charaktere auf das weibliche Geschlecht ansehen, wie eine solche häufig genug im Thierreiche vorkommt.

Die lebhaftere Färbung des Männchens beobachtete Hesse¹⁾ bei *Pagurus misanthropus*. Gouriet²⁾ endlich, welcher sich mit den äusseren Geschlechtsunterschieden unseres Flusskrebsses beschäftigte, fand beim Männchen auch noch die Antennen länger als beim Weibchen.

Inwieweit die Geschlechtscharaktere für jeden einzelnen Fall den früheren Untersuchern bekannt waren, darauf will ich hier nicht eingehen, da ich damit den Leser durch eine lange, weiter

¹⁾ Description des Crustacés rares ou nouveaux des côtes de France. 25. article. Ann. d. scienc. nat. 6. sér. t. III, 1876, p. 10.

²⁾ De quelques caractères extér. qui différencient les sexes chez l'Ecrevisse fluv. Compt. rend. 1872, Bd. 75, p. 841.

kein Interesse bietende Aufzählung einzelner Angaben langweilen müsste.

Ich will schliesslich nur noch einige Bemerkungen über die accessorischen Geschlechtscharaktere der Männchen der übrigen Thoracostraken machen.

Bei den Schizopoden ist überall ein auffallender Geschlechtsdimorphismus bekannt. Bei *Euphausia* sind die Innenäste der beiden ersten Abdominalfüsse sehr complicirt gebaut; von jener hat sich dieser Charakter auf *Penaeus* vererbt. Doch bleibt beim Innenaste des ersten Abdominalfusses bei *Euphausia* noch ein Rest des ehemaligen blattförmigen Innenastes erhalten, während bei *Penaeus* dieser Rest nicht mehr erhalten ist. Daraus kann man schliessen, dass sich der complicirt gebaute Innenast des ersten Beines ebenso wie der des zweiten als Nebenanhang an der Innenseite des blattförmigen Innenastes entwickelte.

Bei den Stomatopoden habe ich ¹⁾ das erste Abdominalbeinpaar des Männchens bei *Squilla mantis* ungebildet gefunden; dasselbe kann ich jetzt auch für *Gonodactylus* bestätigen. Ein männliches Abdominalbein von *Squilla* hat bereits Milne Edwards ²⁾ abgebildet, doch nicht als ausschliesslich dem männlichen Geschlechte eigen erkannt.

Wenn wir die accessorischen Geschlechtsunterschiede in's Auge fassen, so finden wir, dass sie sich in mehrere Gruppen sondern lassen. Diese Gruppen sind vier:

1. Gibt es accessorische Geschlechtscharaktere, die sich nothwendig in Folge der Ausbildung anderer Organe entwickelt haben. Hierher gehören die Veränderungen des Thorax in Folge der Entwicklung des Ovariums. Da das Ovarium einen viel grösseren Raum erfordert, als der Hoden, musste sich der weibliche Körper in den Theilen, welche die Geschlechtsdrüse beherbergen, vergrössern. ³⁾ Als Beispiele mögen die Weibchen von *Galathea*, *Pinnotheres* dienen.

Ferner gehören in diese Gruppe die Kiemen an den Abdominalfüssen der männlichen *Siriella* (*Cynthia*) ⁴⁾ und der

¹⁾ Grobben, Die Geschlechtsorgane von *Squilla mantis*. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. 74. Bd. 1876, p. 4.

²⁾ Règne animal de Cuvier. Crustacés, Atlas. pl. 4. Fig. 3. o.

³⁾ Vergl. Leuckart, Artikel „Zengung“.

⁴⁾ Vergl. Claus, Ueber die Gattung *Cynthia* als Geschlechtsform der Mysideengattung *Siriella*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 18. Bd. 1868, p. 271.

männlichen *Mysis Moebii*¹⁾, die sich mit den kräftigeren Abdominalfüssen, und der damit zusammenhängenden grösseren Beweglichkeit entwickelten, welche ihrerseits wieder das Athembedürfniss steigerte. Ebenso hat sich bei demselben Thiere der grössere Umfang des männlichen Abdomens ausgebildet, indem mit den kräftigeren Füssen auch die Musculatur zunahm. Endlich sind die Fälle der so merkwürdig gestalteten Weibchen parasitischer Crustaceen (Copepoden, Isopoden) hierher zu rechnen, deren Grösse mit der mächtigen Entfaltung des Ovariums Hand in Hand geht, während die Ausstülpungen, welche dem weiblichen Körper eine so barocke Gestalt verleihen, sich mit der Volumzunahme des weiblichen Körpers ausbildeten; da bei zunehmendem Volum die Oberfläche eines Körpers kleiner wird, musste dieser Nachtheil durch Vergrösserung der Oberfläche auf dem Wege der Ausstülpung ausgeglichen werden.²⁾

Alle die in diese Gruppe gehörigen accessorischen Geschlechtscharaktere dürften durch natürliche Zuchtwahl erlangt worden sein.

2. Gibt es Geschlechtscharaktere, die in der Ausbildung oder Umwandlung gewisser Organe bestehen, und welche sich entwickelt haben in Folge des Vortheiles, den sie bei der Erzeugung und Aufzucht der Nachkommenschaft gewähren. Hierher sind die Organe zu stellen, welche eine sichere Ueberführung des Samens ermöglichen, und andererseits die Einrichtungen, welche den Eiern und Jungen während ihrer Entwicklung den nöthigen Schutz gewähren. Beispiele bieten die umgebildeten Beine des Männchens der Dekapoden, das breitere Abdomen des Weibchens derselben, ebenso der Penis der Crustaceen, wie der der Vertebraten, die Brutplatten vieler Krebsweibchen etc.

Auch die Geschlechtscharaktere, die dieser Gruppe zugehören, sind durch natürliche Zuchtwahl entwickelt worden.

3. Gibt es Geschlechtscharaktere, die durch geschlechtliche Zuchtwahl entstanden sind. Die in diese Gruppe gehörigen Geschlechtscharaktere lassen sich in zwei Untergruppen bringen:

a) In solche Charaktere, welche unmittelbar durch den

¹⁾ Dohrn, Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 21. Bd. 1871, p. 360.

²⁾ Vergl. Leuckart in Bergmann und Leuckart, Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreiches. Stuttgart, 1852, p. 573, sowie Artikel „Zeugung“. Ferner Claus, Ueber den Bau und die Entwicklung parasitischer Crustaceen. Cassel 1858, und: Die freilebenden Copepoden. Leipzig 1863.

Kampf der Männchen unter einander sich entwickelt haben. Als Beispiele dienen die kräftigeren Scheeren der Männchen, der Muth des Männchens. Charaktere, die das Weibchen auf diese Art erhalten hätte, dürften sich bei der weniger kampfsüchtigen Natur der Weibchen kaum entwickelt haben.

b) In solche Charaktere, welche mittelbar von dem einen Geschlechte durch die Wahl des anderen Geschlechtes erlangt wurden. Auf diese Art sind die lebhaftere Färbung des Männchens, überhaupt alle Bildungen, die als Zierrate dienen, erworben worden.

4. Endlich gibt es accessorische Geschlechtscharaktere, die mit der verschiedenen Lebensweise der beiden Geschlechter zusammenhängen. So hat sich das verkümmerte Männchen der *Chondracanthen* und vieler *Bopyriden* (*Phryxus*, *Gyge*) z. B. entwickelt. Ebenso gehört der Dimorphismus der Geschlechter vieler Insecten, z. B. der *Strepsiptera* in diese Gruppe. Auch die abweichende Gestaltung des Männchens von *Sapphirina fulgens* wird so entstanden sein, indem sich der breitere, kräftigere Körper im Zusammenhange mit dem Umstand entwickelt hat, dass die Weibchen in Salpen schmarotzen, und das Männchen einen bedeutenden Aufwand von Kraft verwenden muss, um die Salpe an Geschwindigkeit zu erreichen.

Diese Charaktere sind zweifellos durch natürliche Zuchtwahl entstanden, wie Darwin¹⁾ bereits bemerkte; desgleichen hat Darwin bereits hervorgehoben, dass die Geschlechtsunterschiede, welche ich unter 2. zusammengestellt habe, durch natürliche Zuchtwahl entstanden sind.

Die Unterscheidung der unter 3. aufgeführten secundären Geschlechtscharaktere in solche, welche durch „unmittelbare Vernichtungskämpfe“ und solche, die durch „mittelbare Wettkämpfe“ erlangt wurden, hat zuerst E. Haeckel²⁾ gemacht.

3. Bemerkungen über die Gefässe, sowie Parasiten der männlichen Geschlechtsorgane.

Im Anschlusse an die Untersuchungen des männlichen Geschlechtsapparats konnte ich es nicht unterlassen, auch einen Blick auf die Gefässe desselben zu werfen. Doch geschah dies nur gelegentlich und nicht in ausreichendem Masse. Es ist daher

¹⁾ Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl. 2. Bd.

²⁾ Generelle Morphologie der Organismen. 2. Bd. Berlin 1866, p. 245.

dieser Theil der Untersuchung ein Bruchstück geblieben, welches ich nichtsdestoweniger hier anfügen will.

Ich werde von den Gefässen des Hodens das arterielle Blutgefässsystem desselben bei *Astacus* beschreiben, da ich mir diesen Dekapoden am leichtesten verschaffen konnte.

Zur Darstellung des arteriellen Gefässsystemes bediente ich mich der Injection mit der gewöhnlichen Carmin-Leimmasse, die ich mittelst einer kleinen Glasspritze durch die oberen Spaltöffnungen des Herzens langsam eintrieb.

Die bisherigen Angaben über die arteriellen Gefässe des *Astacus*hodens und der *Vasa deferentia* sind unvollständig. Es war Cuvier¹⁾, welcher zuerst beim Hummer die Geschlechtsorgane von dem am hinteren Ende des Herzens entspringenden Gefässe versorgt werden lässt. Sieht man von der Angabe Bojanus'²⁾ ab, nach welchem bei *Astacus* die vordere seitliche Arterie (Arter. antenn. M. Edw.), mit Rücksicht auf die theilweise Versorgung des Hodens von derselben Arterie, den Eierstock mit Blut versieht, so finden wir von P. W. Lund³⁾ die nächste Angabe über die Gefässe des männlichen Geschlechtsapparates gemacht. Lund bezeichnet beim Hummer die vorderen Seitenstämme als die Gefässe, deren Zweige den Hoden versorgen, und ebenso soll der grosse Schwanzstamm (die Arter. adom. sup. M. Edw.) dem Eierstocke Zweige zusenden. Gilt die kurze Anmerkung Lund's, die er bei den vorderen Seitenstämman macht, dass es sich „ebenso beim Hoden“ verhalte, auch hier, so dürfen wir nach Lund auch vom Schwanzstamm den Hoden mit Blut versorgt sein lassen.

Im Jahre 1827 veröffentlichten Audouin und Milne Edwards⁴⁾ ihre ausgedehnten Untersuchungen über die Circulation der Crustaceen und bezeichneten für die Brachyuren die Artère antennaire als diejenige, welche den vorderen Theil der Geschlechtsorgane (sowohl Ovarien als Hoden) mit Blutgefässen versieht. Später gab Milne Edwards⁵⁾ für alle Dekapoden an, dass die Art. antenn. Zweige an die Geschlechtsorgane abgebe.

¹⁾ Leçons d'anatomie comp. 1805, t. IV, p. 407—410.

²⁾ Anonymus (Bojanus). Zweifel über das Gefässsystem des Krebses (*Astacus*). Isis 1822, p. 1230.

³⁾ Zweifel an dem Dasein eines Circulationssystems bei den Crustaceen. Isis 1825, p. 594 und 595. Auszug aus der Abhandlung Lund's: Ueber die Circulation der Crustaceen. Kopenhagen 1824.

⁴⁾ Recherches anatomiques et physiologiques sur la circulation dans les Crustacés. Ann. d. scienc. nat. t. XI. 1827.

⁵⁾ Hist. nat. des Crustacés, t. I, p. 99.

Für *Astacus* finden wir von Brandt und Ratzeburg¹⁾ die Arter. antenn. als die Arterie angegeben, die zu den vorderen Theilen der Geschlechtsorgane hingelt, während wie bei *Homarus*, so auch bei *Astacus* die obere Baucharterie gleichfalls Aeste an die Geschlechtstheile abgibt. Nach Krohn²⁾ endlich, welcher zuerst die Circulationsverhältnisse der Dekapoden zum Theil ins Klare setzte, gibt der hinterste Gefässstamm Aeste an die Geschlechtsorgane ab.

Aus allen den angeführten Arbeiten, in denen es ja vor Allem Hauptziel war, überhaupt die Verhältnisse der Circulation bei den Dekapoden festzustellen, ersehen wir den Mangel einer specielleren Darstellung des arteriellen Gefässsystemes des *Astacus*-hodens, die ich nach meinen Untersuchungen nun folgen lasse.

Der vordere Theil des paarigen Hodenabschnittes wird bei *Astacus* (Taf. I, Fig. 3) von der Arter. antennaria (art. ant.) versorgt. Und zwar gibt der Hauptstamm an der Innenseite zwei Gefässe ab, eines hoch oben, häufig an der Theilungsstelle desselben, und eines nahe am Ursprung der Art. antenn. am Herzen. Ebenso sah ich an der Aussenseite eine Arteriole in den Hoden hineingehen. Der grösste Theil des Hodens jedoch, der unpaare hintere Abschnitt und die hinteren Theile der paarigen Abschnitte, gleichwie das Vas deferens werden von dem hinteren Arterienstamm aus verschen. Es entspringt an derjenigen Seite, wo die Art. sternalis (art. stern.) nach unten absteigt, von diesem absteigenden Gefässe gleich nach seinem Ursprunge aus dem Bulbus (bul.) ein ziemlich grosses Gefäss, das sich in grösserer oder geringerer Entfernung von seinem Ursprunge in zwei Aeste theilt; von diesen beiden Aesten zieht der eine nach vorn und gibt Zweige lateralwärts an den vorderen Theil des Vas deferens ab, medialwärts an den unpaaren Abschnitt des Hodens; schliesslich geht dieser Ast an der Stelle, wo die Vasa deferentia aus dem Hoden entspringen, in den Hoden hinein und versieht den hinteren Abschnitt des paarigen Hodentheiles mit Blut. Der zweite Ast zieht nach hinten, gibt näher oder entfernter von seinem Ursprunge ein stärkeres oder zwei schwächere Gefässe an die Wand und die Muskeln des hinteren Theiles des Thorax ab, und begibt sich zum Vas deferens, um dessen hinteren Theil mit Blut zu versorgen. Von dem hinteren Aste selbst oder von einem der Seitenzweige geht noch ein Gefäss zum hinteren Ende des Hodens.

1) Medicinische Zoologie. II. Bd. Berlin 1833, p. 63.

2) Ueber das Gefässsystem des Flusskrebses. Isis 1834, p. 518.

Auf der anderen Seite entspringt aus dem Bulbus selbst der grosse Gefässstamm, der zum Hoden geht. Derselbe theilt sich sofort nach seinem Ursprunge in zwei Aeste, von denen der hintere den hinteren Theil des Vas deferens versorgt, und auch Seitenzweige an die Wandungen und Muskeln des Thorax, ebenso ein Gefässchen dem hinteren Hodenende liefert, der vordere in derselben Weise, wie diess vom vorderen Aste der anderen Seite beschrieben wurde, sich am Vas deferens und Hoden verzweigt.

Von der angeführten Verzweigungsart der Gefässe finden sich jedoch Abweichungen. So kann von der Arter. sternalis aus der betreffende Gefässstamm sich sofort nach seinem Ursprunge in zwei Stämme theilen, von denen jedoch der hintere ausschliesslich Blut den in der Nähe gelegenen Thoraxtheilen zuführt, der vordere sich erst später in die zwei Aeste theilt, die dem vorderen und hinteren Theil des Vas deferens das Blut zuführen. Gleiches kann an dem vom Bulbus entspringenden Gefässe der anderen Seite stattfinden. Auch kann der Ast, welcher den hinteren Vas deferens-Abschnitt mit Blut versorgt, nicht als ein Ast entspringen, sondern es treten zwei Gefässe rasch nach einander von dem nach vorn ziehenden Gefässstamm ab. Alles dies sind Variationen, wie sie uns in Fülle auch das Blutgefässsystem der Wirbelthiere bietet.

Der Ductus ejaculatorius (Taf. I, Fig. 4) endlich wird von der Art. abdominalis inferior (art. abd. inf.) aus mit Blut versorgt. Etwa im vorletzten Brustsegmente gibt diese zwei starke Seitenäste ab, von denen ein grösserer Zweig an der Innenseite des Ductus ejaculat. hinaufläuft und mit seinen Capillaren denselben umspinnnt.

Indem ich die Innervirung des männlichen Geschlechtsapparates, wo ich zu keinem bestimmten Resultate gelangt bin, übergehe, will ich nur noch einige Parasiten des Hodens erwähnen. Zunächst fand ich im Hodentubulus und Vas deferens von *Portunus depurator* eine Distomee (*Distomum megastomum*), welche sich von den Samenkörperchen ernährt. Ferner traf ich im Bindegewebe des Hodens von *Astacus* hauptsächlich in der Umgebung der Gefässe jene ellipsoïdischen Körper, die bereits von E. Haeckel¹⁾ genau beschrieben worden sind.

Wien, 1. Februar 1878.

¹⁾ Ueber die Gewebe des Flusskrebses, p. 561.

Tafelerklärung.

Taf. I.

Fig. 1. Männlicher Geschlechtsapparat von *Alpheus ruber*. Loupenverg. vl. vorderer Hodenlappen. hl. hinterer Hodenlappen. u. das Verbindungsstück. vd'. Eingangsabschnitt des Vas deferens. vd". Drüsenabschnitt desselben. de. Ductus ejaculatorius.

Fig. 2. Männlicher Geschlechtsapparat von *Palaemon rectirostris*. Loupenv. u'. das zweite Verbindungsstück. (Die übrigen Bezeichnungen auch in den folgenden Figuren wie in Fig. 1.)

Fig. 3. Männlicher Geschlechtsapparat von *Astacus leptodactylus*, mit seinen arteriellen Gefäßen. Loupv. art. ant. Arteria antennaria. art. stern. Arteria sternalis. bul. der Bulbus.

Fig. 4. Ductus ejaculatorius von *Astacus leptodactylus* (de) mit seiner Arterie, welche von der Arteria abdominalis inferior (art. abd. inf.) entspringt. n. die Ganglienkeite.

Fig. 5. Der Vorderkörper von *Galathea squamifera*, nach Abnahme des Cephalothorax, um die Lage des Hodens (h) zu zeigen. Loupv. u. das Verbindungsstück. vd', der Eingangsabschnitt des Vas deferens.

Fig. 6. Vas deferens von *Homarus vulgaris*. n. Gr. h. der Hoden. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 1.

Fig. 7. Vas deferens von *Palinurus vulgaris*. n. Gr.

Fig. 8. Linker Hoden und Vas deferens von *Eupagurus Prideauxii* von unten gesehen. Loupv. sp.' die erste Spirale. sp." die zweite Spirale.

Fig. 9. Die erste Spirale des Vas deferens von *Eupagurus meticulosus*. Loupv.

Fig. 10. Hoden und Vas deferens von *Paguristes maculatus*. Loupv. sp. die zierliche Spirale.

Fig. 11. Hoden eines 3·7 cm. langen *Astacus fluviatilis* mit sprossenden Acinis. Loupv.

Fig. 12. Hoden einer jungen *Mysis*. Schwache mikr. Verg. u. der unpaare Abschnitt.

Taf. II.

Fig. 1. Männliche Geschlechtsorgane von *Dromia vulgaris*. n. Gr. h. der Hoden. vd'. Eingangsabschnitt des Vas deferens. vd" und vd"' der Drüsenabschnitt desselben. vd"' die Drüsenabtheilung des letzteren. p. der Penis. km. der Kaugagen. add. der Adductor der Mandibel im Querschnitt.

Fig. 2. Männliche Geschlechtsorgane von *Maja Squinado*. n. Gr. (Die Bezeichnung auch in den folgenden Figuren wie in der vorhergehenden Figur.)

Fig. 3. Männlicher Geschlechtsapparat von *Eriphia spinifrons*. n. Gr.

Fig. 4. Männlicher Geschlechtsapparat von *Callinaxis adriatica*. Loupv. Bezeichnung wie in Fig. 1 der I. Tafel.

Fig. 5. Querschnitt des Vas deferens aus dem Drüsenabschnitte von *Eupagurus Prideauxii* (schematisch). l. das Lumen. l' der Theil, in welchem der Schlitten der Spermatophore läuft.

Fig. 6. Spermatophore von *Eupagurus meticulosus*. Htk. obj. IV. oc. 3. n. die Nebenspermatophore.

Fig. 7. Spermatophore von *Paguristes maculatus*, von vorn gesehen. Htk. obj. VI. oc. 3.

Fig. 8. Dieselbe von der Seite gesehen. n. eine Secretfalte, welche wahrscheinlich der Nebenspermatophore von *Eupagurus* entspricht.

Fig. 9. Hoden von *Athanas nitescens*. Starke Loupv.

Fig. 10 und 11. Zwei viel verzweigte Anstülpungen des Vas deferens-Abchnittes *vd'''* von *Maja Squinado*. Loupv.

Fig. 12. Drittes Abdominalbein des Männchens von *Galathea strigosa*.

Fig. 13. Dasselbe Bein von *Munida rugosa*.

Taf. III.

Sämmtliche Figuren auf dieser und der folgenden Tafel sind unter 650facher Vergrößerung gezeichnet. Nur die Figuren 16—32, sowie 34 und 36 auf Taf. III sind unter 430facher Vergrößerung, die Fig. 48 auf Taf. IV unter 90facher Vergrößerung abgebildet.

Fig. 1. Samenzelle von *Squilla mantis*.

Fig. 2—6. Entwicklungsstadien der Samenkörperchen von *Squilla mantis*; in Fig. 6 ist sk der junge Samenkopf.

Fig. 7 und 7'. Reife Samenkörperchen desselben Thieres.

Fig. 8. Ein solches, dessen Körper Fortsätze aussendet.

Fig. 9. Samenzelle von *Palaemon rectirostris*.

Fig. 10—13. Entwicklungsstadien der Samenkörperchen desselben Thieres.

Fig. 14. Reife Samenkörperchen desselben Thieres, von der Seite gesehen. sk. der Samenkopf. dz. die dunkle Zone.

Fig. 15. Dasselbe von unten betrachtet.

Fig. 16. Spermatoblast von *Astacus leptodactylus* vor der Theilung. Die Kernsubstanz ist strahlig angeordnet, und im Zellprotoplasma ein eigenthümlicher Nebenkörper.

Fig. 17. Spermatoblast von *Astacus leptodactylus* in der Theilung.

Fig. 18—29. Entwicklungsstadien der Samenkörperchen von *Astacus*; und zwar Fig. 18 und 19 von *Astacus leptodactylus*, die übrigen Figuren von *Astacus fluviatilis*. Alle Figuren zeigen den optischen Längsschnitt. k. Kern der Samenzelle. sk. der Samenkopf.

Fig. 30 und 31. Samenkörperchen von *Astacus fluv.* mit sprossenden Strahlen, von oben gesehen.

Fig. 32. Reifes Samenkörperchen von *Astacus fluv.* im optischen Längsschnitt.

Fig. 33. Ein solches von oben gesehen.

Fig. 34. Samenkörperchen von *Astacus leptodactylus* auf Wasserzusatz.

Fig. 35. Samenkörperchen desselben Thieres; man sieht die äussere (ah) und die innere Hülle (ih).

Fig. 36. Samenkörperchen desselben Thieres auf Wasserzusatz.

Fig. 37. Spermatoblast von *Eupagurus Prideauxii*.

Fig. 38—46. Entwicklungsstadien des Samenkörperchens desselben Thieres. k. Kern der Samenzelle. sk. der Samenkopf. dz. die dunkle Zone. mz. der Mittelzapfen.

Fig. 47. Ein der Reife nahes Samenkörperchen, das deutlich die Einstülpung der Kernwand zeigt.

Fig. 48. Reifes Samenkörperchen desselben Thieres, seitlich gesehen. mz. der Mittelzapfen.

Fig. 49. Ein solches von oben gesehen.

Fig. 50—57. Entwicklungsstadien der Samenkörperchen von *Paguristes maculatus*. (Die Bezeichnung wie in den vorhergehenden Figuren.)

Fig. 58. Reifes Samenkörperchen desselben Thieres.

Fig. 59. Ein solches, welches deutlich die Einstülpung der Kernwand zeigt.

Fig. 60. Ein solches nach Färbung mit Carmin. Man überzeugt sich, dass der Samenkopf allseits vom Zelleibe umschlossen ist, und die Spitze des Samenkörperchens vom Zelleibe gebildet wird.

Taf. IV.

Fig. 1. Spermatoblast von *Eriphia spinifrons* mit dem eigenthümlichen Nebenkörper im Zelleibe.

Fig. 2—9. Entwicklungsstadien der Samenkörperchen von *Eriphia spinifrons*. Fig. 7 zeigt die Wand des Samenkopfes in Falten eingefallen. Fig. 7 und 9 zeigen die jungen Samenkörperchen in der Ansicht von oben, die übrigen in der seitlichen Ansicht.

Fig. 10. Reifes Samenkörperchen desselben Thieres von oben gesehen.

Fig. 11. Ein solches von der Seite gesehen.

Fig. 12. Samenkörperchen von *Pilumnus hirtellus*, von oben gesehen.

Fig. 13. Ein solches von der Seite gesehen.

Fig. 14. Das Entwicklungsstadium desselben mit dem Mittelzapfen (mz.).

Fig. 15. Samenkörperchen von *Palinurus vulgaris*, von der Seite gesehen.

Fig. 16. Ein solches in der Ansicht von oben.

Fig. 17. Samenkörperchen von *Ethusa mascaronae*, von der Seite gesehen.

Fig. 17'. Das Entwicklungsstadium mit dem Mittelzapfen (mz.).

Fig. 18. Ein Samenkörperchen, von oben gesehen.

Fig. 19. Samenkörperchen von *Galathea squamifera* von der Seite gesehen.

Fig. 20. Samenkörperchen von *Illa nucleus*, von der Seite gesehen.

Fig. 21. Samenkörperchen von *Dromia vulgaris* in derselben Ansicht.

Fig. 22. Ein solches in der Ansicht von oben.

Fig. 23 und 24. Samenkörperchen von *Maja squinado* in der Ansicht von oben.

Fig. 25. Ein solches von der Seite gesehen.

Fig. 26. Samenkörperchen von *Carcinus maenas*, in der seitlichen Ansicht.

Fig. 27 und 28. Solche von oben gesehen.

Fig. 29. Samenkörperchen von *Portunus depurator*, von der Seite gesehen.

Fig. 30. Solche in der Ansicht von oben.

Fig. 31. Samenkörperchen von *Stenorhynchus phalangium*, in der seitlichen Ansicht.

Fig. 32. Ein solches von oben gesehen.

Fig. 33. Samenkörperchen von *Inachus thoracicus* in der Ansicht von oben.

Fig. 34. Ein solches in seitlicher Ansicht.

Fig. 35. Samenkörperchen von *Pachygrapsus marmoratus*, von oben gesehen.

Fig. 36. Ein solches von der Seite gesehen.

Fig. 37. Samenkörperchen von *Pinnotheres veterum*, von oben gesehen.

Fig. 38. Ein solches in seitlicher Ansicht.

Fig. 39. Samenkörperchen von *Eurynome aspera*.

Fig. 40. Samenkörperchen von *Calliaxis adriatica*.

Fig. 41. Samenkörperchen von *Lambrus angulifrons*.

Fig. 42. Samenkörperchen von *Gebia littoralis*.

Fig. 43. Samenkörperchen von *Alpheus ruber*.

Fig. 44. Samenkörperchen von *Virbius viridis*.

Fig. 45. Samenkörperchen von *Athanas nitescens*.

Fig. 46. Samenkörperchen von *Homarus vulgaris* mz. der Mittelzapfen.

Fig. 47. Samenkörperchen von *Porcellana longicornis*.

Fig. 48. Spermatophoren von *Scyllarus arctus*.

Fig. 49. Spermatophoren von *Porcellana longicornis*.

Fig. 50. Samenkörperchen von *Porcellana platycheles*. mz. der Mittelzapfen.

Fig. 51. Spermatophore von demselben Thier, von vorn gesehen.

Fig. 52. Dieselbe im Profil gesehen.

Taf. V.

Fig. 1. Schnitt vom Hoden von *Astacus*. Hartk. obj. 8. oc. 3. Drei Endbläschen: in dem am meisten links gelegenen das Epithel in der Ansicht von unten, in den beiden andern im Durchschnitt gezeichnet. h. Hülle des Hodens. mp. die Membrana propria; nach innen von dieser das structurlose Häutchen. spb. Spermatoblasten. er. Ersatzkeime. msc. Muskel. af. Epithel der ausführenden Gänge.

Fig. 2. Ein Stück des spermatogenen Epithels von *Astacus* (im frischen Zustande). Die Spermatoblasten sind gerade im Ablösen begriffen. Die Kerne derselben zeigen die strahlige Anordnung der Substanz; im Zelleibe liegt der eigenthümliche Nebenkörper. Im Ersatzkeimlager zeichnet sich ein Kern durch bedeutendere Grösse aus.

Fig. 3. Ein Stück des spermatogenen Epithels von *Astacus* (im frischen Zustande). Viele Kerne des Ersatzkeimlagers wachsen zu den Kernen der Spermatoblasten heran.

Fig. 4. Ein Stück des Hodenepithels von *Paguristes maculatus* (im frischen Zustande); die herangewachsenen Kerne des Ersatzkeimlagers ähneln bereits den Kernen der Spermatoblasten.

Fig. 5. Querschnitt durch den Hodentubulus von *Eriphia spinifrons* oc. 3. obj. 8. kh. der Keimhügel, bestehend aus dem Ersatzkeimlager und einer Anzahl neu erzeugter Spermatoblasten. ze. das Zwischenepithel. af. das mit dem Epithel des Anfangtheils der ausführenden Gänge übereinstimmende Epithel. m. Muskel.

Fig. 6. Eine Ausstülpung des Drüsenabschnitts des Vas deferens von *Carcinus maenas*, längs geschnitten. ep. das Epithel. h. die äussere Hülle. msc. die Musculatur.

Fig. 7. Einige Zellen aus dem Epithel der Ausführungsgänge der Hodenbläschen von *Astacus*. Nach einem Schnitt eines in Chromsaure g. härteten Hodens. Man sieht die Secretballen in den Zellen.

Fig. 8. Querschnitt durch das spermatogene Epithel von *Squilla mantis*.

Fig. 9. Ein Theil eines Hodens eines erst 37 ctm. langen *Astacus fluviatilis*. Di. Follikel f. sprossen eben. Die Zellen in denselben sind alle gleich. msc. die Musculatur.

Fig. 10. Das umgebogene Ende des Hodens von *Sida crystallina*. a' das Keimlager. a'' jüngster Satz von Spermatoblasten. a''' nächst älterer Satz von solchen. Die Zellen enthalten glänzende Kügelchen, die Kernkörperchen ihrer Kerne sind gehöhlt.

Fig. 11. Ductus ejaculatorius von *Homarus vulgaris*. ep. das Epithel. lb. das darunter gelegene lockere Bindegewebe. lmsc. die Längsmuskeln.

Fig. 12. Querschnitt durch den Drüsenthail des Vas deferens von *Astacus*. ep. das Epithel. lmsc. die Längsmuskeln. rmse. die Ringmuskeln.

Fig. 13. Epithel aus dem Ductus ejaculatorius von *Astacus*.

Fig. 14. Ein Theil eines Querschnittes durch die erste Spirale von *Eupagurus Prideauxii*. ep. das Epithel. f. die Furche an der Innenseite der Krümmung.

Taf. VI.

Fig. 1. Vas deferens von *Carcinus maenas*. Loupv. vd.' Eingangsabschnitt. vd.'' die erste Abtheilung des Drüsenabschnittes. vd.iii' die Drüsenabtheilung desselben. de Ductus ejaculatorius.

Fig. 2. Die Spirale des Vas deferens von *Galathea squamifera*. Schwch. mikr. Verg.

Fig. 3. Vas deferens von *Galathea strigosa*. Loupv. u. Verbindungsstück der beiden Hoden. vd.' Eingangsabschnitt des Vas deferens. sp. die Spirale. vd.'' Drüsenabschnitt. de. Ductus ejaculatorius. ah. die Hülle des Vas deferens.

Fig. 4. Ein Theil des Hodens und des Vas deferens von *Stenorhynchus longirostris*. Loupv. u. Verbindungsstück der beiderseitigen Hoden. vd.' Eingangsabschnitt. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 1.

Fig. 5. Ein Theil des Vas deferens von *Porcellana longicornis*. Schwach. mikr. Vergr. Bezeichnung wie in Fig. 3.

Fig. 6. Bindegewebe der Hülle des Hodens eines Brachyuren (*Eriphia?*).

Fig. 7. Bindegewebe der Hülle des Hodens von *Palaemon rectirostris*.

Fig. 8. Ein Theil eines Acinus des Hodens von *Callinaxis adriatica*. h. die Hülle des Hodens. mp. die Membrana propria. kh. der Keimhügel. e.' Epithel der ausführenden Theile. msc. Muskeln.

Fig. 9. Vas deferens von *Palaemon rectirostris* (frisch). ep. Epithel. lmsc. Längsmusculatur. rmse. Ringmusculatur. s' Secrethülle um die Samenmasse, ein Produkt des Vas deferens.

Fig. 10. Erster Abdominalfuss vom Männchen von *Palaemon rectirostris*. a. der äussere, i. der innere Ast.

Fig. 11. Zweiter Abdominalfuss desselben Thieres. b. der Nebenast des inneren Astes. r. das Retinaculum.

Fig. 12. Zweiter Abdominalfuss des Männchens von *Homarus*. b. der Nebenast.

Fig. 13. Linker Abdominalfuss und Innenast des rechten Beines vom männlichen *Penaeus affinis*. Beide Innenäste (i und i') sind ungleich entwickelt. p. Penis.

Fig. 14. Ende des Vas deferens von *Virbius viridis* mit der Erweiterung.

Fig. 15. Spermatophore von *Galathea squamifera*, gesprengt.

Ueber den
Ursprung des Nervus vagus bei Selachiern

mit

Berücksichtigung der Lobi electrici von Torpedo.

Von

Josef Victor Rohon.

Mit einer Tafel.

In einer früheren (l. c. 8) Arbeit versuchte ich vermittelst der Stilling'schen Methode feiner Querschnitte den inneren Bau des Selachiergehirnes in grossen Zügen vergleichend-anatomisch darzustellen. Der vorliegende Aufsatz, eine Fortsetzung jener Arbeit, eröffnet eine Reihe von histiologischen Studien über die Ursprungsweise der einzelnen Gehirnnerven der Selachier.

Sieht man sich das aus der Schädelhöhle unversehrt herausgehobene Gehirn näher an, so erscheinen bei seitlicher Betrachtung des Nachhirnes zahlreiche Wurzelbündel, welche zu verschiedenen starken Strängen zusammentretend, den gemeinsamen Vagusstamm bilden. Die vorderen derselben sind nun die stärksten und entspringen an der Basis des Nachhirnes, während die darauffolgenden Wurzelbündel in demselben Masse von ihrer Stärke verlieren, als sie höher an den Seitenflächen des Nachhirnes aufwärts und rückwärts steigen, bis sie endlich auf der dorsalen oder oberen Fläche, in der Gegend des Calamus scriptorius und sehr nahe dem schon gebildeten Sulcus longitudinalis posterior, sich als zarte Bündelchen verlieren. Die Zahl dieser Wurzeln ist bald eine grössere, wie bei Haien, bald eine geringere, wie bei den Rochen. Es können, meiner Erfahrung nach, im Allgemeinen bei allen diesen Thieren (ausgenommen *Torpedo mar-*

morata) drei Gestaltungsformen der Vaguswurzeln unterschieden werden. Bei den Haien kommen sie, *Hexanchus* obenan, am zahlreichsten vor, bei einigen Rochen (*Raja miraletus*, *Raja Schultzei*, *Raja batis*) sinkt ihre Summe um mehr als die Hälfte von der vorangehenden herab, und wiederum bei einigen anderen, wie bei *Myliobatis aquila* und *Trygon pastinaca*, schmelzen alle diese Wurzeln auf zwei starke Stränge zusammen.

Den Complex der in dieser Weise variirenden Wurzeln nennt Gegenbaur die oberen Vaguswurzeln und sagt (l. c. I. b. p. 544):

„Während die den Vagusstamm zusammensetzenden Nervenwurzeln in einer Reihe das Nachhirn verlassen, gehören dem Vagus noch andere Wurzeln zu, die unterhalb der vorgenannten als höchstens 5, meist nur 3 oder 2 Fädchen aus dem Nachhirn austreten, und jedes durch einen besonderen Canal in der Schädelswand nach aussen gelangen. Sie gehen theils zu Muskeln, theils verbinden sie sich mit den ersten Spinalnerven, und können als untere Vaguswurzeln bezeichnet werden, während die vorbenannten obere sind. Die Austrittsöffnungen der unteren liegen in gleicher Weise mit den Austrittsöffnungen der unteren Wurzeln der Spinalnerven, die Austrittsstelle des Complexes der oberen Wurzeln liegt höher und fällt in eine Linie mit den Durchlässen der oberen Wurzeln der Spinalnerven.

„Aus den vorhin aufgeführten Thatsachen ergibt sich für den gesammten Vagus die Auffassung als eines Complexes zahlreicher mit Spinalnerven homodynamer Nerven. Dafür sprechen einmal die mehrfachen, getrennt austretenden unteren Wurzeln, dann aber vorzüglich die Verbreitung des aus den oberen Wurzeln sich bildenden Stammes. Indem jeder *Ramus branchialis* des Vagus sich völlig gleich verhält einem *Ramus ventralis* eines Spinalnerven, indem ferner die von ihm versorgten Kiemenbogen als ursprünglich dem Cranium angehörige Bogen (Kiefer-Zungenbein und 1. Kiemenbogen) ebenso von je einem Nerven versorgt werden, wie ein Metamer des Rumpftheiles von einem Spinalnerven, so erscheint auch die Summe jener oberen Wurzeln des Vagus als das Aequivalent einer Summe einzelner Nerven, deren Betrag mindestens der Maximalzahl der von ihnen versorgten Kiemenbogen entsprechen muss.

„Somit trifft sich (l. c. I. b. p. 546) für den hinteren aus dem Nachhirn austretenden Nervencomplex die grösste Summe von

Umgestaltungen. Wahrscheinlich aus einer den ursprünglichen Kiemenbogen entsprechenden Anzahl von discreten Nerven entstanden, erscheint er noch am indifferentesten bei den Selachiern, sondert bei Teleostiern einen hinteren Abschnitt als besonderen Nerven ab, indess bei den Amnioten aus jenem Complex drei verschiedene Nerven gebildet sind: Vagus, Accessorius und Hypoglossus.“

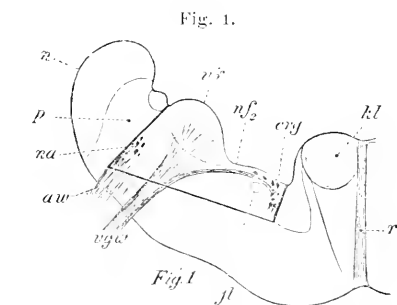
Demgemäss wären die Elemente der eben genannten Kopfnerven, wenn ich die Ausführungen Gegenbaur's (l. c. 8. a) richtig verstanden habe, in folgender Weise im Vagus der Selachier enthalten. Der vordere Theil der oberen Wurzeln vergl. l. c. 8. Taf. I. Fig. 6 nv) würde dem Vagus, der hintere Theil dagegen (vergl. dieselbe Abbildung) dem Accessorius Willisii entsprechen, während die unteren Wurzeln Gegenbaur's (vergl. l. c. 8. Taf. III. Fig. 14 vgw) dem Hypoglossus gleichkämen.

Unter besonderer Berücksichtigung dieser gewiss höchst interessanten Auffassung und der in Verbindung damit darzustellenden Vergleichung der centralen Verhältnisse angeführter Kopfnerven bei den höheren Vertebraten, beziehungsweise beim Menschen, werden sich auch die nachfolgenden Betrachtungen mit der Ursprungsweise des Nervus vagus der Selachier beschäftigen.

Beobachtungen.

Ein Blick auf die Abbildung (Fig. 1 der Tafel) vermag eine Vorstellung der Ursprungsverhältnisse der Vaguswurzeln zu

geben, wie sie in möglichst treffender Natürlichkeit durch des Zeichners gewandte Hand dargestellt wurden. Die Abbildung ist einem Präparat aus der vorderen Partie des Lobus vagi von dem mit Linien begrenzten Um-



fange des anfolgenden Holzschnittes (Fig. 1) entlehnt.

Fig. 1. Querschnitt aus einer Hälfte des Nachhirnes in der Höhe der Vaguskerne v. *Mustelus vulgaris*. r = Raphe, hl = hinteres Längsbündel der Haube, erg = Ventrikelgran, sl = seitliches Längsbündel, nf₂ = vordere Vaguswurzel, vk = Vaguskerne, vgw = hintere Vaguswurzeln, na = Acusticuskerne, aw = Acusticuswurzeln, p = Pedunculus cerebelli, n = Neuroglia.

Beginnen wir unseren Ueberblick von der Rechten, so sehen wir folgende Einzelheiten. Vorerst ist das oben an die ganze Aussenfläche vorstehender Figur überziehende Epithel (e) zu berücksichtigen. Dasselbe gehört der epithelialen Bekleidung des vierten Ventrikels bis in dessen entlegenstes Gebiet an und ist in seinem wohlerhaltenen Zustande ein ausgesprochenes Pallisadenepithel, das jedoch an seinen Elementen ein charakteristisches Gepräge trägt, indem jede Zelle (Fig. 2 a, b) auf ihrem oberen fächerförmigen Theil Cilien, in dem mittleren, aufgedunsenen, einen mächtigen, meist mittelständigen und bläschenförmigen scharf contourirten Kern mit deutlichem und dunklem Kernkörperchen erhält, während die untere kolbenförmige Basis jedesmal in einen sehr langen Fortsatz ausläuft. Diese epithelialen Fortsätze, welche optisch wie dunkle Zwirnfädchen erscheinen und in ihrem Verlaufe nicht selten Knötchen von varicöser Natur zeigen, durchsetzen die aus Nervenkörpern verschiedenen Calibers und gekreuzten wie ungekreuzten Fasern bestehende R a p h e bis in deren unterste Partie, ja noch mehr, sie dringen in die Substanz der Vaguskerne ein (vk), wo ich denselben an einigen Präparaten bis zwischen die den Kern verlassenden Vaguswurzeln (vgw) ganz deutlich folgen konnte. Ebenso wird von denselben Fortsätzen das centrale Höhlengrau der vierten Gehirnkammer, die hinteren Längsbündel der Haube Meynert und die gesammte, in das Bereich ihrer Ausstrahlungen fallende Marksubstanz des Nachhirnes (m) durchbrochen. Namentlich ist das letzte Areale von nicht unbeträchtlicher Wichtigkeit für ihr Vorkommen, weil sie daselbst mit den lang ausgezogenen Fortsätzen vereinzelt zerstreuter und verzweigter Ganglienzellen, wie auch mit der durch Carmin roth imbibirten Neuroglia und derselben zukommenden Kernen ganze Netze weben, die sich sodann gemeinschaftlich mit den korbgeflechtartig verzweigenden Capillaren über die ganze Marksubstanz ausbreiten, um aus ihren Maschenräumen die zahlreichen quer getroffenen und nach vorn in die vorderen Gehirnabschnitte, nach hinten in das Rückenmark eintretenden Nervenbündel hervorgehen zu lassen.

Unter solchen Verhältnissen gewinnt vielleicht unser Epithel eine weitgreifendere anatomische Bedeutung, als es bislang der Fall war, umsomehr, da man sich bei näherer Betrachtung der einzelnen Epithelzellen, — deren Länge 10—11 μ und Breite 2—3 μ beträgt, — unzweifelhaft jener bei niederen Thieren vorkommenden und gegenwärtig allgemein angenommenen „Sinnesepithelien“ erinnert.

Unterhalb des bei Haien und Rochen gleichmässig sich verhaltenden Ventrikelepithels bemerken wir nunmehr das vom rechten Rande der Abbildung bis zu dem gewölbten Vagus Kern (vk) sich erstreckende Bodengrau (erg), dessen feinerer Bau uns eine fein granulirte durch Carmin roth gefärbte Masse mit kleinen Kernen und zahlreichen in der Grösse von 12—14 μ im Längsdurchmesser, von 6—8 μ im Breitedurchmesser, im bunten Durcheinander gelagerten, verzweigten Ganglienzellen zeigt. Dieselben enthalten ein feinkörniges Protoplasma und meist einen mittelständigen scharf contourirten und bläschenförmigen Kern mit deutlichem Kernkörperchen und liefern durch ihren bandartigen mit Carmin schön roth tingirten Axencylinderfortsatz die später zu besprechenden vorderen Vaguswurzeln (nf₂). Nach unten in der Tiefe der Medulla oblongata vermengen sich die Zellgruppen des Ventrikelgrau's unter die dem Baue nach völlig verwandten, indess ihrer Länge (18—22 μ) und ihrer Breite (8—10 μ) nach (Fig. 8) als bedeutend grösser zu bezeichnenden Elemente der Zellsäule (*Columna cellularum nervearum medullae oblongatae*, vergl. l. c. 8, Taf. VIII, Fig. 53 zo).

Links vom Ventrikelgrau sehen wir an unserer Abbildung ferner ein bestimmt abgegrenztes und in die oberste Partie des motorischen Feldes Meynert (m) gelagertes liches Gebiet von quer getroffenen, mächtigen, mit Carmin intensiv roth gefärbten Längsfasern: die Breite einzelner von ihnen beträgt 1 μ , manchmal weniger oder mehr. Ich beschrieb dieses Areale (l. c. 8, p. 46) als ein neues morphologisches, dem Selachiergehirn zukommendes Nervenbündel, das gemäss seiner Verlaufsweise und Lage die Bezeichnung eines seitlichen Längsbündels (*Fasciculus longitudinalis lateralis*) erhielt (vergl. l. c. 8, Taf. VII, Fig. 49, 50, 52. Taf. VIII, Fig. 57, 58, 59, Taf. IX, Fig. 61, 62, 63 fl). Bezüglich der Entfernung dieses Bündels vom vierten Ventrikel und seines Durchmessers können fünf charakteristische Schnittstellen unterschieden werden.

1. An der Stelle des sich zum vierten Ventrikel erweiternden *Aquaeductus Sylvii*. Entfernung: 20 μ ; Durchmesser: 10 μ .

2. Im Gebiete des *Trigeminus*ursprungs. Entfernung: 20 μ ; Durchmesser: 10 μ .

3. In der Gegend der beginnenden Vaguskerne. Entfernung: 18 μ ; Durchmesser: 15 μ .

4. In der Region der convergirenden Seitenwände des *Ventriculus quartus*. Entfernung: 15 μ ; Durchmesser: 14 μ .

5. Längs des Schreibfeder-Gebietes. Entfernung: 18 μ ; Durchmesser: 13 μ .

Sodann läuft das Bündel längs des Rückenmarkes hinter dem Centralcanal.

Wohl hat Gustav Fritsch neuestens in seinem prachtvollen Werke (l. c. 3. p. 84) die Existenz der von mir angegebenen Continuität dieses Bündels angefochten, indem er den vordern Theil desselben für die absteigende Trigeminiwurzel und den hintern Theil für das solitäre Bündel Stilling erklärte. Allein es lassen sich nicht unbedeutende Einwände gegen seine Auffassung geltend machen.

Abgesehen von der auch jetzt von mir (auf Grund einer Revision der früheren und der zum Zwecke dieses Aufsatzes neu angefertigten Präparate) aufrechterhaltenen Continuität des Bündels, sprechen zunächst gegen die Fritsch'sche Auffassung zwei Gründe: Einmal, dass das solitäre Bündel Stilling nicht nahe der inneren, gegen die Raphe ausblickenden Fläche des Vaguskerne, wie dies der Fall an unserer Figur (1), sondern hinter dem Vaguskerne, an die Innenfläche des Kleinhirnstieles, und weiter unten an die des Hinterstranges sich anlehnend, besteht (vergl. Theodor Meynert, l. c. 5, die Abbildungen auf p. 767 und 791 W); sodann dass das seitliche Längsbündel selbst im Gebiete des Trigeminiursprunges, wenn auch nicht an allen Querschnitten, vollends deutlich beobachtet werden kann. Vorzüglich spricht aber gegen Gustav Fritsch der Umstand, dass dasselbe Nervenbündel weder zum Vagus noch zum Glossopharyngeus, wie beim Säugethierhirn, irgend eine Wurzelfaser bei Selachiern abgibt. Solches Gebilde als das Homologon des solitären Bündels Stilling (gemeinsame aufsteigende Wurzel Meynert, l. c. 5. p. 789) ansehen zu wollen, bleibt jedenfalls eine gewagte Behauptung.

Weiter nach links vom seitlichen Längsbündel erhebt sich nach oben der einer zierlichen Kuppel ähnelnde Vaguskerne (vk), dessen Basis gleichsam auf einer Säule ruht, die aus massenhaften Wurzelbündeln aufgebaut, von allen Seiten durch die oben erwähnte Marksubstanz, sowie von den vereinsamten Ganglienzellen der *Medulla oblongata* umlagert wird. Es sind die in den Kernen ihren Ursprung nehmenden hinteren Vaguswurzeln.

Um aber das zu besprechende Gebilde genau und klar in's Auge fassen zu können, müssen wir auf seine makroskopische Gestalt zurückgreifen.

Nachdem der Plexus chorioidens und die Pia des vierten Ventrikels entfernt worden sind, nimmt man an frischen Gehirnen der Haie, die aus den Seitenwänden des Ventrikels emporragenden perlschnurartigen Anschwellungen, 5—6 an der Zahl (vergl. l. c. 8, Taf. III, Fig. 15 vk) wahr; dieselben bilden Bestandtheile einer grauen Masse, welche sich nach vorn bis unter die Lobi trigemini, nach hinten tief bis in den Calamus scriptorius hinein erstreckt und nach beiden Richtungen mit einer Spitze endigt. Mithin besitzt dieser Gehirntheil eine gewisse Selbstständigkeit gegenüber den benachbarten Massen des Nachhirnes. Bei den Rochen verhalten sich die Vaguskerne (Lobi vagi der Autoren) in etwas anderer Weise; hier bilden dieselben meistens nur drei bis vier Knötchen von verschiedener Form (vergl. l. c. 8, Taf. III, Fig. 22 vk), und auch diese werden mehr gegen den Boden des Ventrikels durch die bedeutend mächtiger entwickelte Masse der Kleinhirnstiele in einen Winkel hineingedrängt.

Trotzdem kommt ihnen auch bei den Rochen wie bei den Haien dieselbe äussere und innere Bedeutung zu.

Der innere Bau der so anatomisch bestimmten Vaguskerne kann folgendermassen an Quer- und Längsschnitten zergliedert werden.

Untersuchen wir das unterstellte Object mikroskopisch, so werden wir von dem bunten Gewirr und Gedränge verschiedener Zellen, Kerne und Fasern überrascht. Wir befinden uns mitten in der mächtig entfalteten Ursprungsmasse (vk) der hinteren Vaguswurzeln (vgw) und wollen die Details dieser Nachhirn-egend eingehender studiren.

Gleich unterhalb des Epithels verlaufen zuerst zarte Querbündel (cms), welche in den meisten Querschnitten, lediglich die äusserste Partie des Vagusernes in einem manchmal grösseren, manchmal kleineren Umfange durchlaufen und einem Commissur-system (Commissura ansulata der Autoren) angehören, das in der obersten Region der Raphe verläuft, und theilweise die hinteren Längsbündel der Haube bloß oben streift, theilweise diese in ihrem oberen Theil durchbricht, um sodann das Bodengrau (erg) zu durchsetzen und endlich in die Vaguskerne einzutreten; das Schicksal seiner directen Beziehungen zu den anderen, hier vereinigten Elementen, ist mir vollständig unbekannt geblieben.

Die daselbst auftretenden Ganglienzellen sind insgesamt

als klein zu bezeichnen, haben bald eine rundliche, bald eine spindelförmige oder auch multipolare Gestalt, sie sind fein granuliert und besitzen einen deutlichen Kern mit Kernkörperchen (Fig. 9 a, b, c). Ihre Dimensionen verhalten sich nicht gleichmässig, — so weisen die multipolaren Formen eine Länge von 5 μ , Breite 2 μ , die Spindeln eine Länge 6 μ und Breite 3 μ auf. Aus diesen kleinen Ganglienzellen, die sehr zahlreich in die Grundsubstanz regellos eingebettet sind, entspringen die hinteren Vaguswurzeln derart, dass der Axencylinderfortsatz in directer Continuität zu einer zarten Wurzel sich umwandelt, wie man diess an unserer Abbildung (Fig. 1) naturgetreu dargestellt sieht. Dermassen entstandene Wurzelfasern sammeln sich kreuz und quer in unabsehbarer Menge innerhalb des Vaguskerne.

Als besonders charakteristische Merkmale für ihre Ursprungsweise ist hervorzuheben, dass die in je einer rundlichen Anschwellung des Lobus vagi gesammelten Wurzeln noch vor dem Austritte aus dem Ursprungscentrum sich zu einer compacten Faser-masse vereinigen und nachher lateralwärts zur Peripherie der Medulla oblongata hinziehen, ferner, dass dieselben Wurzeln nur aus der makroskopisch sichtbaren Knötchenreihe entspringen, während die beiden Enden der Lobi vagi keine solchen Wurzeln liefern.

Hieraus ergibt sich die wichtige anatomische Thatsache, dass der Lobus vagi einer Summe von Nerven-Kernen entspricht, und dass demgemäss auch die den einzelnen Kernen entspringenden Nervenstränge, einzelnen hinteren Spinal-Wurzelbündeln entsprechende homodynamen Nerven bilden (C. Gegenbaur).

Man wird indess gegen diese Auffassung namentlich aus dem gewichtigen Grunde einen Einwurf machen, es sei ja die Anzahl der besagten Wurzelbündel nicht nur eine sehr schwankende, sondern auch eine bedeutend höhere (mit den schon oben erwähnten Ausnahmen), als die der Vaguskerne. Die Aufklärung dieses offenbar nur scheinbaren Widerspruchs bringt zunächst ein Blick, den wir auf die an hintere Vaguswurzeln sich innig anschmiegenden und mit diesen das Nachhirn verlassenden Wurzelbündel (nf_2) werfen.

Es sind die vorderen Vaguswurzeln. Das Gebiet ihrer centralen Ausbreitung beginnt an derselben Stelle, wo die hinteren Wurzeln zum erstenmal an Querschnitten der Vaguskerne

auftreten; sie erstrecken sich bis in die Region des Calamus scriptorius. Nachdem die graue Masse der Vaguskerne an letzterem Orte sehr starke Reductionen schon erlitten hat und keine hinteren Vaguswurzeln mehr abgibt, fahren die vorderen Wurzeln noch immer fort, in zierlich geschwungener Bogenrichtung an der Peripherie der Medulla oblongata, wie die schon früher hervorgehobenen, nahe dem Sulcus longitudinalis posterior befindlichen zarten Stränge zu entspringen (vergl. l. c. 8, Taf. I, Fig. 6 nv). Hieraus ergibt sich abermals eine wichtige anatomische Thatsache, dass der Complex der hinteren Vaguswurzeln (Carl Gegenbaur's ein gemischtes System von hinteren und vorderen Wurzeln repräsentirt, demnach auch zum Theil den vorderen, zum Theil den hinteren Spinalwurzeln entspricht.

Ueber die Ursprungsweise der vorderen Vaguswurzeln ergaben sich folgende Resultate. Das Caliber der einzelnen Wurzelfasern ist zweifach, nach der Ursprungsweise sich richtend. Die aus den Axencylinderfortsätzen der grossen, früher schon angeführten Zellen des Bodengrau's (erg) entstandenen Fasern sind bandartig, 1 μ , manchmal auch darüber breit, und färben sich mit Carmin schön roth. Der Ursprung dieser Faserart dehnt sich auf alle Zellschichten des Bodengrau's aus, so dass man Wurzeln bald von tiefer, bald von höher und lateralwärts nach aussen gelagerten Zellgruppen entspringen sieht. Die zweite Wurzelart stammt aus der Raphe (nf), wo sich die Fasern in der oberen Gegend als Fibrae rectae sammeln, alsbald unter dem Ventrikelepithel und oberhalb der hinteren Längsbündel (oder auch diese theilweise durchbrechend) schlenderförmig durch das Bodengrau zu dem Wurzelbündel hintreten; ihre Breite ist 0.5 μ und können dieselben nicht den bandartigen Fasern beigezählt werden (vergl. Stieda l. c. 9, p. 37). Mitunter wird auch noch eine dritte, allerdings spärlich vorhandene Art von Wurzelfasern für das in Rede stehende System beobachtet. Es sind das nämlich solche Wurzeln, welche aus den grossen, in das Schema der Bodengrauzellen hineinpassenden und in der oberen Partie des hinteren Längsbündels einzeln zerstreuten Zellen (Fig. 3) entspringen.

Ob noch aus irgend anderen Gangliengruppen der Vagus der Selachier seine Wurzeln bezieht, darüber vermag ich nicht zu entscheiden.

Ich erlaube mir noch bei der äussersten unteren Partie — linkerseits an der Figur — einen Augenblick zu verweilen. Wir

sehen eine Gruppe von Ganglienzellen (na), die denen des Bodengraus in Grösse und Gestalt folgen und dem zwischen das Trigemini- und das Vagus-Ursprungsgebiet lateralwärts der Medulla oblongata eingeschalteten Acusticuskern angehören, den ich leider bei der früheren Untersuchung nicht erkannt habe. Die in einzelnen Bündeln von Acusticuswurzeln auslaufenden Axencylinderfortsätze derselben haben die Breite von 2μ , sie sind also noch einmal so breit wie die bandartigen Fasern der vorhin beschriebenen vorderen Vaguswurzeln. Urtheilt man über diesen Acusticuskern nach dessen Lage zu den benachbarten Massen (vergl. Holzschnitt Fig. 1aw, na), so entspricht das Gebilde dem äusseren Acusticuskern der höheren Vertebraten (Clarke).

Können nun einmal die im Vorstehenden dargestellten Verhältnisse des Vagus im Wesentlichen auf alle Selachier bezogen werden, so entsteht anderseits eine Abweichung für die Gattung *Torpedo*, zu deren Würdigung wir übergehen.

Ich meine die merkwürdigen, trotz der zahlreichen bislang geführten anatomischen und physiologischen Untersuchungen, immer noch unaufgeklärten electrischen Lappen (*Lobi electrici*). Damit soll freilich nicht gesagt sein, als würden die nachstehenden Zeilen eine vollständige Aufklärung in der überaus schwierigen Frage nach der anatomischen Bedeutung dieser Organe bringen.

Die äusseren und topographischen Verhältnisse der *Lobi electrici* behandelte neuerdings Max Reichenheim (l. c. 6, b) in einer von den Resultaten (l. c. 6, a) einer früheren Arbeit gänzlich abweichenden Weise. Während damals Reichenheim die Existenz zweier electrischer Lappen behauptete, führten ihm seine neuesten Untersuchungen überraschender Weise gerade zu der entgegengesetzten Ueberzeugung, wonach die von ihm ehemals die beiden Lappen von einander trennende Spalte ein durch die Conservierungsmethode entstandenes Artefact wäre, nunmehr aber nach vorsichtiger Untersuchung für nichts Geringeres, als für eine Raphe zu gelten habe.

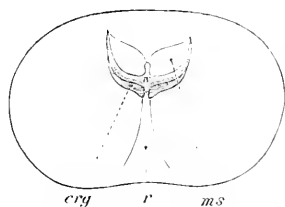
Ob schon Gustav Fritsch (l. c. 3, p. 90) das Vorhandensein zweier electrischer Lappen gegen Reichenheim entschieden betont, so scheint mir die Nothwendigkeit einer wiederholten Erörterung dieser Frage erwünscht, nicht nur, weil ich gemäss der mir vorliegenden Präparate der Auffassung von Fritsch beizupflichten nicht im Stande bin, als mit Rücksicht auf Reichen-

heim, welcher dadurch, dass er von seiner früheren Ansicht gegenwärtig zurückgeht, auch meine (l. c. 8, p. 19) an seine Ergebnisse (l. c. 6. a. p. 755) sich anschliessenden Beobachtungen zugleich dementirt.

Thatsächlich aber ist das Verhältniss dieses:

Verfolgt man die successive ausgeführten Querschnitte, in der Gegend der sich zum Ventriculus quartus erweiternden Sylvischen Wasserleitung beginnend, so lassen sich 4 Zustände unterscheiden. Dem ersten geht eine Schnittfläche (Holzschn. Fig. 2) voraus, an welcher von den electrischen Lappen noch keine Spur

Fig. 2.



zu sehen ist, vielmehr anstatt derselben der Ventrikelboden (IV) das ihm zugehörige Grau (erg) zeigt. In dem darauffolgenden Zst. 1, Holzschn. Fig. 3) werden schon die beiden vorderen Enden der electrischen Lappen (le) in directer Verbindung mit dem Ventrikelgrau (erg) und mit dessen modificirtem Epithel bekleidet, sichtbar. Weiter nach hinten rücken beide Lappen, zufolge ihrer mächtigeren Massenentfaltung aneinander (Zst. 2. Holzschn. Fig. 4), so dass nur mehr ein spaltenähnlicher Bruchtheil des Ventrikels zwischen ihnen übrig bleibt. Die Lappen behalten in diesem Zustand

Fig. 3.

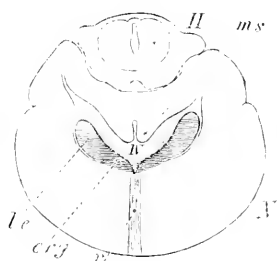


Fig. 4.

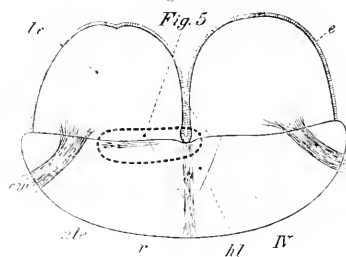


Fig. 2 Querschnitt aus der Medulla oblongata in der Höhe der Vallula cerebelli. r = Raphe, erg = Bodengrau, ms = Marksege, IV = Ventriculus quartus.

Fig. 3. Querschnitt durch das Nachhirn und Hinterhirn. N = Nachhirn, H = Hinterhirn, IV = vierte Gehirnkammer, le = Lobus electricus, erg = Ventrikelgrau, r = Raphe, ms = Marksege.

Fig. 4. Querschnitt aus der Medulla oblongata und den Lobis electricis le = Lobus electricus, e = Epithel, ew = electrische Warzeln, ale = Nucleus accessorius, r = Raphe, hl = hinter s Längsbündel der Haube, IV = vierter Ventrikel

das von unten in der Mediane continuirlich aufsteigende, 3μ hohe, kurzellige Epithel. Noch mehr nach hinten folgt der dritte Zustand (Holzschn. Fig. 5). Hier ändert sich die Situation beider Lappen in eigenthümlicher Weise. Während denselben oberhalb der noch geringen Verwachsungspartie ein continuirliches Epithelgelage zukommt, weisen sie in ihrer Mitte einen beiderseits mit demselben niedrigen Epithel bekleideten Rest des vierten Ventrikels auf, von da nach abwärts hat sich der Centralcanal abgeschlossen. Endlich verwachsen beide Lappen gänzlich miteinander (Zst. 5, Holzschn. Fig. 6), während zugleich der Centralcanal in die Tiefe der Medulla oblongata gerückt ist.

Fig. 5.

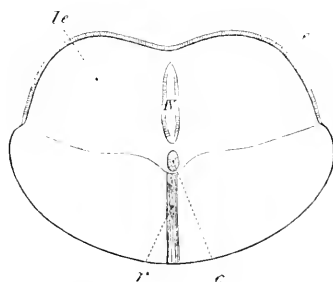
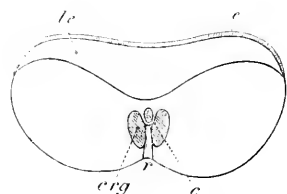


Fig. 6.



Des Weiteren muss hervorgehoben werden, dass, wenn auch die Frage über das Vorkommen zweier Lappen am erwachsenen Torpedo nicht so klar und deutlich vorläge, wie diess eben kurz geschildert ward, doch hierüber die ontogenetische Entwicklung der Lobi electrici, welche in neuerer Zeit Schenk (l. c. 10) verfolgte, gar keinen Zweifel zurücklässt. Aus den Untersuchungen dieses Autors geht zur Evidenz hervor, dass die electrischen Lappen in ziemlich frühen Stadien ihrer Entwicklung als zwei kleine, zu beiden Seiten und sehr nahe der Raphe vom Boden des 4. Ventrikels hervortretende Höckerchen erscheinen, und bis in ihre letzten Entwicklungsstadien als zwei bilateral-symmetrische Gehirntheile verbleiben. Es kann also für immer nur von zweien, nicht aber von einem Lappen die Rede sein, wie dies unrichtiger Weise Reichenheim behaupten zu können glaubte.

Fig. 5. Querschnitt aus dem Nachhirn und den electricischen Lappen e = Epithel, le = Lobus electricus, r = Raphe, c = Centralcanal, IV = Ventriculus quartus.

Fig. 6. Querschnitt aus den verwachsenen electricischen Lappen und des Nachhirnes. e = Epithel, r = Raphe, erg = centrales Höhlengrau, c = Centralcanal, le = Lobus electricus.

Ist ja doch auch bei *Malapterurus* nach Bilharz und *Gymnotus* nach Max Schultze das Centrum für die electrischen Nerven dieser Thiere bilateral-symmetrisch angelegt.

Der innere Bau des electrischen Lappens. Reichenheim (l. c. 6, b. p. 19) erklärt den Lappen als „ein nervöses Centrum von ausserordentlicher Einfachheit“, das aus den bekannten colossalen Ganglienzellen, den aus diesen entspringenden Nervenfasern, Blutgefässen und spärlichem Bindegewebe zusammengesetzt sei. Es wird sich jedoch sofort erweisen, dass diese Angaben nicht vollkommen zutreffen, und dass im Gegentheil der Lappen in Folge seines feineren Baues, ein sehr complicirter, nicht einmal anatomisch, geschweige physiologisch aufgeklärter nervöser Apparat ist.

Unserer kurzen Beschreibung legen wir vorerst die Figur 4 zu Grunde.

In auffallender Weise treten uns zunächst die riesigen electrischen Ganglienzellen (egl) entgegen, über deren Beschaffenheit so viel geforscht und geschrieben wurde (Max Schultze, Harless, Boll, Reichenheim u. A.), dass ich mich wohl mit der Erörterung der Art und Weise, wie die electrischen Nervenwurzeln (ew) aus ihnen entspringen und der Angabe der Dimensionsverhältnisse beider Elemente begnügen darf. Die Zellen haben an erwachsenen Thieren mittlere Grösse von 30 μ , die bandartigen Wurzeln eine Breite von 2 μ . Die Zahl der electrischen Zellen bestimmte Reichenheim (l. c. 6, b. p. 20) auf 150,000 in beiden Lappen.

Zur Grundlage sowohl für die in Capillarmaschen (vergl. Fig. 5) durchgängig eingekörbten electrischen Ganglienzellen, als auch für die bündelweise, kreuz und quer ziehenden electrischen Wurzeln dient die optisch bald gestreift, bald molecular erscheinende Grundsubstanz Neuroglia), in welcher zahlreiche Kerne von mittlerer Grösse 2–3 μ eingeschlossen liegen. Die Kerne färben sich mit Carmin intensiv roth, während sich die Grundmasse neutral verhält.

Ausser den bisher aufgezählten Elementen existiren in den Lappen noch zwei andere. Die von Harless (l. c. 2, p. 289) angeführten, von Reichenheim (l. c. 6, b. p. 19) mit Recht gelungenen Grössenunterschiede zwischen den electrischen Zellen existiren gewiss nicht. Dagegen enthalten die Lappen kleine Ganglienzellen, welche verhältnissmässig in nicht geringer Menge auftreten und einen mittleren Durchmesser von 4–5 μ erreichen.

Die rundliche Gestalt derselben (Fig. 6. a, b), sowie das feinkörnige Protoplasma, und der bläschenförmige Kern mit deutlichem Kernkörperchen erinnern an ähnliche Zellen in den Vaguskernen der Haie. Leider gelang es mir nicht, an Schnitten ihren fast immer einfach vorhandenen und nur auf sehr kurze Strecke verfolgbaren Fortsatz in Verbindung mit den zarten im Lappen selbst verlaufenden Nervenfasern (nf) zu sehen. Und doch ist es dieser Umstand, der das anatomische Verständniss des electrischen Lappens — wie wir gleich sehen werden — trübt und überaus erschwert.

Es handelt sich eben ganz besonders um die Frage über die anatomischen Beziehungen der *Lobi electrici* zu den anderen Gehirntheilen. Zur Beurtheilung derselben bitte ich die Figur 5 in's Auge zu fassen.

Bei halbwegs glücklich geführten Querschnitten fallen zunächst dem Beobachter bandartige Fasern (nf.) auf, welche die Raphe mit dem Lappen gleichmässig verbinden. Ich habe diese Fasern (l. c. 8, p. 91. Separatabdruck p. 51) als *Fibrae rectae* bezeichnet und die Vermuthung ausgesprochen, dass es sich hier um die Axencylinderfortsätze der electrischen Zellen handle. Gustav Fritsch (l. c. 3, p. 90) bestätigt meine Angaben über die Verlaufsweise und Existenz derselben Fasern, findet sie jedoch merkwürdigerweise gekreuzt. Diesmal konnte ich aber die Ueberzeugung gewinnen, dass dieselben von den aus verschiedenen Gegenden in die Raphe eintretenden Axencylinderfortsätzen der electrischen Zellen gebildet werden, und dass sie ungekreuzt ziemlich tief in die Raphe eindringen, daselbst in paralleler Richtung mit spindelförmigen, oder auch multipolaren Zellen, deren Axencylinderfortsätze nach oben zu gerichtet sind, verlaufen. Die mittlere Breite der so in die Raphe eintretenden Fasern beträgt 2 μ , ebenso wie diejenige der das Gehirn verlassenden electrischen Fasern.

Die zweite Verbindung der Lappen mit der Raphe wird durch zarte, zu Bündeln gesammelte und aus der Raphe median- und lateralwärts austretende Fasern (vergl. l. c. 8, p. 91, Separatabdruck p. 51) vermittelt. Fritsch (l. c. 3, p. 91), der scheinbar dieselben Fasern gesehen, glaubt sie als ein Commissurensystem ansprechen zu können.

Diess ist gewiss mit den letztbin genannten Fasern nicht der Fall. Vielmehr glaube ich in denselben centrifugale Leitungsbahnen in dem Sinne von Theodor Meynert mit grosser Wahr-

scheinlichkeit erkennen zu können, denen die Uebertragung der Willensimpulse vom Vorderhirn auf die electrischen Lappen möglicherweise zufiele.

Allerdings hat Reichenheim (l. c. 6, b, p. 20—21) die Vermittler-Rolle von Reflex und Willensact auf denjenigen Theil des Ventrikelgrau's übertragen, welchen Viault (l. c. 11) als eigentlichen Vagus kern, Fritsch als motorischen Vagus kern und ich als *Nucleus accessorius lobi electrici* bezeichnete.

Allein Reichenheim war nicht im Stande, bei fortgesetzter Verkennung der histiologischen Verhältnisse die Art und Weise der Verbindung des Willensvermittlers mit den vorderen Gehirnabschnitten aufzusuchen.

Reflexion.

Den richtigen Ausgangspunkt für die morphologische Beurtheilung des Vagusursprunges der Selachier bildet meiner Meinung nach vor Allem das Bodengrau des vierten Ventrikels, welches gegenüber den Vagus kern und den *Lobis electricis* ein übereinstimmendes und einfaches Gebilde darstellt, und auch deshalb am besten zur Vergleichung mit den entsprechenden Theilen des Säugethiergehirnes geeignet sein dürfte.

Während aber am Säugethierhirn die deutlich differenzirten Nervenkerne der Rautengrube eine klare Uebersicht der hinteren und vorderen Ebenen im Sinne des Bell'schen Gesetzes ermöglichen, stellt uns bei den Selachiern das in solche Nervenkerne noch nicht differenzirte Ventrikelgrau einige Schwierigkeiten entgegen, deren Beseitigung wir mit Hilfe der Ursprungswurzeln des Vagus versuchen wollen.

An successiv ausgeführten Querschnitten zeigt sich das Ventrikelgrau in der vorderen Hälfte der *Medulla oblongata* mehr flach und lateralwärts ausgedehnt, weiter hinten wird es in zwei, etwas mehr auswärts gelegene Winkel hineingedrängt, um endlich im Rückenmarke eine horizontale in der Mediane durch den Centralcanal getheilte Lage einzunehmen. Mithin entspricht das Ventrikelgrau in seiner ersten und letzten Phase, sofern es einmal die motorischen Wurzeln für die Quintusgruppe, andermal die vorderen Spinalwurzeln liefert, der vorderen Rückenmarksebene, woran selbst der Mangel an bestimmt abgegrenzten Nerven kernen, wie solche am Säugethierhirn an denselben Stellen vorkommen, nicht zu rütteln vermag. Strittig dagegen ist der mitt-

lere Theil des Ventrikelgrau's, aus welchem, wie wir früher gesehen haben, die vorderen Vaguswurzeln ihren Ursprung nehmen. Auch in dieser Gegend der *Medulla oblongata* bildet das Grau eine compacte Masse, aber die Entstehung des Winkels, beiderseits am Boden des vierten Ventrikels, lässt am Bodengrau zwei übereinander gestellte Ebenen erkennen, und zwar bildet der nach innen und mehr horizontal gelegene Winkelschenkel die vordere, der nach aussen gelegene, mehr senkrechte Schenkel, die hintere Ebene.

Von diesen Gesichtspunkten scheint einigermaßen auch François Viault bei der Beurtheilung der grauen Bodenmasse der vierten Gehirnkammer geleitet worden zu sein.

Dieser Autor erklärt an seiner Abbildung (Pl. XX., Fig. 7) die in Reduction begriffenen Vaguskerne (c) für das Hinterhorn („*corne supérieure avec un noyau x'*“ (hintere Ebene des Bodengrau's) à sa base dans lequel se rendent des fibres du nerf vague x“, vergl. seine Tafelerklärung), ferner bezeichnet er eine von seinem Vagus Kern nach aussen und tiefer gelegene Zellgruppe — die ich in solcher bestimmten Abgrenzung nicht finden konnte — als „*noyau supéro-latéral dans le processus reticularis*“, und den inneren mehr horizontalen Bodengrauantheil mit der unterhalb desselben gelegenen Zellgruppe, als das Vorderhorn.

Abgesehen jedoch von dem Widerspruch, in welchen Viault theilweise dadurch verfällt, dass er dieselbe Zellgruppe an seiner Figur 8, welche dem *Processus lateralis* entspricht, mit seinem Vagus kern (Fig. 7 x') verwechselt, scheint mir seine Auffassung auch aus dem Grunde nicht zutreffend, weil sein Vagus kern höher liegt als der „*noyau supéro-latéral dans le processus reticularis*“ und man sich beim Abschluss des Centralcanals eine weitere Umlagerung der grauen Masse in der Weise vorzustellen hätte, dass nicht die reducirten Vaguskerne (*Lobi vagi*), wie Viault meint, sondern Viault's Vagus kern zum Hinterhorn umgewandelt wird.

In meiner früheren Arbeit (l. c. 8, p. 101, Separatabdruck p. 61) habe ich die Ansicht ausgesprochen, dass die Vaguskerne morphologisch mit denen der Säugethiere nicht gleichwerthig seien, indem sie sich an der Bildung der grauen Masse des Rückenmarkes nicht theiligten. Ohne der Kritik vorgreifen zu wollen, halte ich diese Ansicht aufrecht und erlaube mir folgende Deutung des Bodengrau's der vierten Gehirnkammer im Zusammenhange mit dem Rückenmarksgrau bei Selachiern zu vertreten, welche allerdings minder präcisirt, schon in der frühern Arbeit enthalten ist.

Das Ventrikelgrau entspricht in der vorderen Hälfte

der *Medulla oblongata* der reticulären Substanz (*Processus lateralis*) des Rückenmarkes, in der hinteren Hälfte ist sein innerer Theil ebenfalls dem *Processus lateralis* gleichwerthig, während die äussere Abtheilung desselben dem Hinterhorn, — welches im Rückenmarke der Selachier nicht in zwei Hälften gesondert ist — und die Zellensäule in ihrer Continuität dem Vorderhorn entspricht, deshalb kommt aber dem letzteren Gebilde innerhalb der *Medulla oblongata* keineswegs der Name des Vorderhornes zu, wie es Viault (l. c. 11, Pl. 2), Fig. 8 b) bezeichnet hat.

Ist diese Auffassung eine richtige, so schliesst sich die graue Masse des Nachhirnes und Rückenmarkes bei Selachiern einerseits an die *Cyclostomen*, andererseits an die höheren Vertebraten an.

Es würden der Zellensäule bei Selachiern, die äusseren Zellen der *Petromyzonten* (Reissner l. c. 7) und das Vorderhorn der höheren Vertebraten, ferner der *Substantia reticularis* der Selachier, die mittleren Zellen der *Petromyzonten* und *Processus lateralis* der höheren Vertebraten, schliesslich dem einfachen Hinterhorn der Selachier, die inneren Reissner'schen Zellen der *Petromyzonten* — aus welchen nach den Untersuchungen von Freud (l. c. 4) die hinteren Spinalwurzeln erwiesenermassen entspringen — und die Hinterhörner der höheren Wirbelthiere entsprechen. Mit anderen Worten: Es enthält die graue Masse des Selachier-Rückenmarkes in ihrer Zellensäule die einfachsten Zustände des Vorderhornes, wie sie bei *Cyclostomen* vorkommen, in der reticulären Substanz und dem einfachen Hinterhorn die Uebergangsstufen zu den weiteren Differenzirungen, wie sie die höheren Vertebraten, beziehungsweise die Säuger aufweisen.

Wie sollen nunmehr die Vaguskerne (*Lobi vagi* der Autoren) und die electrischen Kerne (*Lobi electrici*) morphologisch gedeutet werden?

In den meisten Fällen wurden die electrischen Kerne von den älteren Autoren als Homologa zu den *Lobi vagi* aufgefasst, während einzelne, wie z. B. Savi, die electrischen Lappen als eigenthümliche Centren der *Torpedo* hinstellten.

Für die erstere Auffassung trat neuerdings Gustav Fritsch, für die letztere Max Reichenheim ein.

Soweit ich die äusseren und inneren Verhältnisse der Vagus-

kerne und der electricischen Kerne übersehe, so erscheint mir ein Homologisiren beider Organe nthunlich.

1. Die *Lobi electrici* der *Torpedo* entwickeln sich, wie Shenk gezeigt hat, aus der vorderen oder unteren, die Vaguskerne der Haie und Rochen dagegen aus der hinteren oder oberen Ebene der *Medulla oblongata*.

2. Der innere Bau beider Gehirnthteile ist sehr verschieden.

Es enthalten die electricischen Kerne colossale electricische Zellen nebst beträchtlicher Menge kleiner Ganglienzellen, dagegen sind die Zellen der Vaguskerne, wenn auch sehr zahlreich, jedoch sammt und sonders ausserordentlich klein. Während ferner die electricischen Kerne gekreuzte Fasern aus der Raphe erhalten, so tritt in die Vaguskerne nicht eine einzige von solchen Fasern ein. Entspringen aus den electricischen Zellen bandartige Fasern, welche einerseits von geringer Anzahl in die Raphe eintreten, anderseits in ungeheurer Menge das Nachhirn verlassen, so entsenden die Vaguskerne nur jene oben beschriebenen zarten Wurzeln nach aussen, denn ihre Commissurfasern sind keine eigentliche Raphefasern und kommen überdiess gleichmässig auch den electricischen Kernen zu.

Es liessen sich wohl noch manche andere Gegensätze aus dem inneren Baue für beide besagten Gehirnthteile ableiten, allein ich glaube es bei diesen wenigen bewenden lassen zu können.

Noch einer wichtigen Thatsache muss ich erwähnen.

Beiläufig im dritten Fünftel (von vorne gezählt) erhalten die *Lobi electrici* zahlreiche Nervenfasern, die grösstentheils aus den meist spindelförmigen Zellen des Bodengrau's (Fig. 5. erg, vergl. l. c. 8, Taf. 5, Fig. 39 nle) entspringen und mit aus der Raphe hieher gelangten und gekreuzten Fasern vermenget sind. Dies gab mir die Veranlassung zu einer besonderen Bezeichnung jenes Bodengrauththeiles als eines accessorischen electricischen Kernes (*Nucleus accessorius lobi electrici*), welche Bezeichnung neuerdings auch Gustav Fritsch in wohlwollender Absicht angenommen hatte.

Es ist wohl selbstverständlich, dass nach der vorhin erörterten Deutung des Ventrikelgrau's dessen in Rede stehender Theil der *Substantia reticularis* des Rückenmarkes entspricht. Max Reichenheim nennt diesen Theil des Ventrikelgrau's gleichfalls einen Kern (*Nucleus*).

Weiter unten (viertes Fünftel des Lappens) gibt das Ventrikelgrau keine Fasern mehr an die electricischen Kerne ab, sondern

sendet an die Innenfläche der schon aus den Lobis electricis herausgetretenen electricischen Nerven sich anlehrende zahlreiche Fasern, die den electricischen Nerven juxtaponirt, mit den letzteren das Nachhirn gemeinschaftlich verlassen. Eine eigenthümliche Bewandniss hat es mit der Ursprungsweise dieser Bodengraufasern. Obgleich dieselben aus der der vorderen Rückenmarksebene entsprechenden Gegend entspringen (Fig. 5 erg. nf₂) und den vorderen Vaguswurzeln der übrigen Selachier auch wegen der ihnen beigemengten Raphefasern vollkommen homolog sind, daher Gustav Fritsch diesen Theil des Ventrikelgrau's mit vollem Recht als den motorischen Vagus kern bezeichnet, so ist, wie gesagt, diese Stelle namentlich darum sehr interessant, weil hier nach dem Typus der vorderen Spinalwurzeln, die Fasern ebenso aus spindelförmigen, als auch aus multipolaren Ganglienzellen (Fig. 7 a, b) ihren Ursprung nehmen. Es zeigt dies wieder einmal recht deutlich, wie wenig die Gestalt und Grösse einer Ganglienzelle bei physiologischer Beurtheilung der Nervenfasern und der Nervenzellen entscheidend sind.

Wenn aber die electricischen Nerven gleich wie die vorigen motorisch sind, so entsteht die Frage, woher bezieht der Vagus der Torpedo seine hinteren Wurzeln?

Max Reichenheim, eingedenk seiner Deutung des electricischen Lappens, findet die hinteren Vaguswurzeln consequenter Weise in einem, an Querschnitten ballenähnlichen Gebilde, das bei oberflächlicher Betrachtung, als der durch die mächtig entfalteten electricischen Lappen nach aussen verdrängte Lobus vagi erscheint. Ich konnte mich hievon nicht überzeugen und glaube, dass das von Reichenheim bezeichnete Gebilde ebenso wenig die hinteren Vaguswurzeln liefert, wie es von mir (l. c. 8, Taf. VIII, Fig. 58 ltr) irrthümlich mit der Bezeichnung eines Lobus trigemini belegt wurde, denn es ist dieses Gebilde, nach meinem Dafürhalten gar nichts anderes, als ein Theil des Kleinhirnes.

Viel glücklicher ist in dieser Beziehung Gustav Fritsch gewesen, denn er nimmt ein lateral und auswärts von den austretenden electricischen Nerven gelegenes, kleinzelliges Gebiet (l. c. 3, Taf. XIII, Fig. 51 nv) als die Ursprungsstätte für die hinteren Vaguswurzeln an.

Desgleichen konnte auch ich an der von Fritsch angegebenen Stelle Zellgruppen beobachten, allein ich fand dort

die Zellen nicht klein, sondern nach dem Typus der Zellen der Bodengraumasse gebaut, und glaube in derselben Zellgruppe die zukünftigen Elemente des Hinterhornes erblicken zu können.

Dies führt mich nun schliesslich zu einer kurzen Analyse der Vaguswurzeln. Vielleicht könnte man für den Vagus der Selachier im Vergleich seiner Ursprungsverhältnisse mit denen des Vagus am Säugethierhirn, Modification des seitlich gemischten Systems (Theodor Meynert, l. c. 5, p. 787) in der Weise annehmen, dass man den einen Theil der von mir als vordere Vaguswurzeln bezeichneten Ursprungsfasern, und zwar derjenigen, welche aus der inneren Gegend des Bodengrau's entspringen, dem mittleren seitlichen System zuzählen würde, während die in dem oberen und mehr äusseren Theile der Bodengraumasse befindlichen als die hinteren Vaguswurzeln zu betrachten wären.

Freilich könnten dabei die unteren Vaguswurzeln Gegenbaur's als die vorderen Wurzelfasern des seitlich gemischten System's bezeichnet werden, wenn nicht diese Wurzeln nach ihrer Ursprungsweise dem Hypoglossus zugezählt werden müssten.¹⁾

Bei solcher Auffassung der Vaguswurzeln und des Ventrikelgrau's würden die Vaguskerne und die electrischen Kerne sammt den aus ihnen entspringenden Nervenwurzeln als Anpassungen zu den peripherischen Theilen bei den Selachiern gedeutet werden, und wir hätten dann einigermassen die Aufklärung für den Mangel der Homologa zu diesen Organen bei den höheren Vertebraten gegeben.

Wien, im März 1878.

¹⁾ Im Zusammenhange mit dieser Deutung dürfte wohl auch der Mangel der Vaguskerne bei *Torpedo* einigermassen aufgeklärt sein.

Literatur.

1. Gegenbaur C. *a)* Ueber die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältniss zur Wirbeltheorie des Schädels. *Jenaische Zeitschrift*. 6. Band, 1871. —
b) Grundriss der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1878.
2. Harless. Briefliche Mittheilungen über die Ganglienkugeln der *Lobi electrici* von *Torpedo Galvani*. *Archiv f. Anat., Physiol. und wissenschaftl. Medicin*. 1846.
3. Fritsch G. Bau des Fischhirnes. Berlin 1878.
4. Freud S. Ueber den Ursprung der hinteren Nervenwurzeln im Rückenmark von *Ammocoetes* (*Petromyzon Planeris*). *Sitzungsberichte der k. Akad. der Wissenschaften*. III. Abth., Wien 1877.
5. Meynert Th. Vom Gehirn der Säugethiere. *Stricker's Gewebelehre*. Leipzig 1870.
6. Reichenheim M. *a)* Beiträge zur Kenntniss des electrischen Centralorgans von *Torpedo*. *Archiv f. Anat., Physiol. und wissenschaftl. Medicin*. 1873. —
b) Ueber das Rückenmark und die electrischen Lappen von *Torpedo*. Berlin 1878.
7. Reissner E. Beiträge zur Kenntniss vom Bau des Rückenmarkes von *Petromyzon fluviatilis* L. *Archiv für Anat., Physiol. und wissenschaftl. Medicin*. 1860.
8. Rohon V. J. Das Centralorgan des Nervensystems der Selachier. *Arbeiten aus dem zoologisch-vergleichend-anatomischen Institute der Wiener Universität*. *Denkschriften der k. Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftlicher Classe*. XXXVIII. Bd. II. Abth. Wien 1877.
9. Stieda L. Studien über das centrale Nervensystem der Knochentische. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Bd. 18. 1868.
10. Schenk L. S. Die Entwicklungsgeschichte der Ganglien und des *Lobus electricus*. *Sitzungsberichte der k. Akad. d. Wissen chaften*, III. Abth., Wien 1876.
11. Viault Fr. *Recherches histologiques sur la structure des centres nerveux des Plagiostomes*. *Archives de Zoologie expérimentale de Lacaze-Duthiers*. Tome V. Paris 1876.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Ein Theil eines Querschnittes aus der Medulla oblongata vom erwachsenen *Mustelus vulgaris* (vergl. Holzschnitt Fig. 1, p. 3) im Gebiete des Vagusursprungs. Vergrößerung: Hartnack Oc. 3, Obj. 5 und 8. vk = Vaguskern, e = Epithel, gf = Gefäss, nf_2 = vordere Vaguswurzeln, fl = seitliches Längsbündel, nf_1 = Nervenfasern aus der Raphe, erg = Bodengrau mit seinen inneren und äusseren Ganglienzellen, aus welchen die vorderen Wurzeln des Vagus entspringen, cms = Commissurenfasern der Vaguskerne, m = motorisches Feld mit den vereinzelt zerstreuten Ganglienzellen, Gefässschlingen, Neurogliafasern und quer getroffenen Gehirnfasern, vgw = hintere Vaguswurzeln, gfl = Gefässlumen, na = Acusticus Kern und die aus den Zellen entspringenden Acusticuswurzeln = aw.

Fig. 2. Pallisadenepithel aus dem Ventriculus quartus von der Medulla oblongata eines erwachsenen *Mustelus vulgaris*. Hämatoxylin-Präparat. Vergrössert: Hartnack Oc. 3, Immer 15.

Fig. 3. Eine Ganglienzelle aus den hinteren Längsbündeln. Vergrössert: Hartnack Oc. 3, Immer 15.

Fig. 4. Theil eines Querschnittes durch den Lobus electricus einer erwachsenen *Torpedo marmorata*. Vergrößerung: Hartnack Oc. 3, Obj. 8. egl = electricische Ganglienzellen mit den aus ihnen entspringenden ew = electricischen Wurzeln, kgl = kleine Ganglienzellen, gf = Capillarschlinge, gfl = Gefässlumen, nf = zarte Nervenfasern

Fig. 5. Theil eines Querschnittes von dem Nachhirn und den Lobis electricis einer erwachsenen *Torpedo marmorata* (vergl. Holzschnitt Fig. 4, p. 11). Vergrössert: Hartnack Oc. 3, Obj. 5 und 8. IV = Ventriculus quartus, r = Raphe, nf_1 = Axencylinderfortsätze der electricischen Zellen, welche als Fibræ rectae in die Raphe gelangen, nf_2 = Nervenfasern, die von der Raphe gekrenzt heraustreten, das hintere Längsbündel durchheilen, um in das Bodengrau = erg. einzutreten, hl = hinteres Längsbündel der Hanbe, gf = Gefäss, e = Epithel, cms = Commissurenfasern, le = Lobus electricus, gfl = Gefässlumen.

Fig. 6. a, b = kleine Ganglienzellen aus dem Lobus electricus einer erwachsenen *Torpedo marmorata*. Hartnack Oc. 3, Immer 15.

Fig. 7. a = Spindelzelle aus dem Bodengrau einer erwachsenen *Torpedo marmorata*, b = multipolare Ganglienzelle von ebenda. Hartnack, Oc. 3, Immer 15.

Fig. 8. Ganglienzelle aus der Zellsäule (Columna cellularum nervearum medullae oblongatae) von einer erwachsenen *Torpedo marmorata*. Hartnack Oc. 3, Immer 15.

Fig. 9. a, b, c = Ganglienzellen aus den Vaguskernen vom erwachsenen *Mustelus vulgaris*. Hartnack Oc. 3, Immer 15.

— [] —

Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden.

Von
Emil Berger.

(Mit 5 Tafeln.)

Unter den Arthropoden sind es namentlich die Biene und die Ameise, deren Gehirn wegen der hohen geistigen Fähigkeiten, die der Handlungsweise dieser Insecten supponirt werden, zum Gegenstand genauerer Untersuchungen gewählt wurde. Schon Treviranus¹⁾ war es aufgefallen, dass bei der Honigbiene das Gehirn (oberes Schlundganglion) das untere Schlundganglion beträchtlich an Grösse überrage. Er erklärte dies Verhältniss durch die Anschwellungen für die einfachen und zusammengesetzten Augen, sowie auch für die Fühlhörner. Dujardin²⁾ war der erste, der bei der Biene und einigen anderen Hymenopteren an der hinteren und oberen Seite des Gehirns Gebilde wahrnahm, welche wie Pilze demselben anzusitzen schienen. Diese von ihm als „Lappen mit Windungen“ oder „radiär gestreifte Scheiben“ bezeichneten Gebilde, welche er bei Arthropoden, denen man eine mindere geistige Entwicklung zuschreiben muss, nicht auffinden konnte, hielt er für den Sitz höherer geistiger Fähigkeiten. Nach Dujardin's Untersuchungen bestehen diese Gebilde der Hauptmasse nach aus einer granulären Substanz, welche von einer dünnen Schichte der „substance corticale pulpeuse“ (nach Leydig's Untersuchungen kleine Ganglienzellen, aus denen der Rindenbelag des Gehirns besteht) überkleidet ist. Bei niedriger organisirten

¹⁾ Biologie. V. Band, 1818.

²⁾ Annales d. sc. natur. 1852.

Arthropoden fand er im Gehirne das umgekehrte Verhältniss zwischen beiden Substanzen, in den Bauchstrangsganglien aller Arthropoden nur pulpöse Rindensubstanz. Später fand jedoch Leydig auch in den Bauchstrangsganglien eine Substanz, die er im Wesentlichen mit der von Dujardin beschriebenen granulären Substanz für identisch erklärt. Er bezeichnet dieselbe mit Rücksicht auf ihre Lage als „centrale Punktsubstanz“. Eine eigenthümliche Reaction dieser Substanz fand Dietl¹⁾, nämlich eine sehr intensive Färbung bei Behandlung mit Ueberosmiumsäure. Da sie diese Reaction mit dem Nervenmark der Wirbelthiere gemein hat, schlägt Dietl für sie den Namen „Marksubstanz“ vor. Nach seinen Untersuchungen besteht dieselbe bald aus sehr feinen Nervenfasern, bald bildet sie ein feinstes Netzwerk oder lamellöse Blätter, bald erscheint sie als eine homogene Substanz.

Die Arbeiten von Leydig²⁾, Rabl-Rückhard³⁾ und von Dietl haben sich eingehend mit der Erforschung der obigen pilzhutförmigen Gebilde befasst. Letzterer hat die frühere Methode, welche darin bestand, das Insectengehirn durch Reagentien aufzuhellen, einem mässigen Drucke auszusetzen etc., verlassen und systematisch angefertigte Schnitte zu seinen Studien verwendet, welche die Kenntnisse über den Bau des Arthropodengehirns theils berichtigten, theils bedeutend erweiterten. Die Ergebnisse, zu denen Dietl gelangte, sind folgende.

Am Scheitel des Bienengehirns finden sich jederseits zwei ovale Wülste (ringförmige Körper Rabl-Rückhard's), welche in sagittaler Richtung gekrümmt und seitlich etwas zusammengedrückt erscheinen. Die ringförmigen Körper bestehen aus Marksubstanz und schliessen eine Mulde ein, deren Inhalt aus Kernen, die denen der Wirbelthierretina ähnlich sind, sowie auch aus Gebilden, die den Uebergang zur Ganglienzelle bilden, besteht. Die ringförmigen Körper sammt deren Inhalt sind von einer dünnen Schichte des Rindenbeleges überzogen. Aus dem unteren Ende jedes Wulstes entspringt, wie aus dem Hute eines Blätterpilzes, je ein aus Nervenfasern bestehender Stiel. Die inneren Stiele ziehen nach unten und innen und stossen unterhalb des später zu besprechenden fächerförmigen Gebildes zusammen, die äusseren enden etwas seitwärts von letzteren, leicht kolbig angeschwollen, an der

¹⁾ Die Organisation des Arthropodengehirns. Zeitsch. f. w. Zool. 27. Bd.

²⁾ Vom Baue des thierischen Körpers. 1. Bd. 1. Heft. 1864

³⁾ Studien über Insectengehirne. Archiv f. Anat. u. Phys. 1875. pag. 480.

vorderen Hirnfläche. In ihrem Verlaufe liegen beide Stiele eine Strecke lang an einander und platten sich gegenseitig derart ab, dass man bloß einen Stiel vor sich zu haben glaubt.

Leydig beobachtete bei der Ameise ein median gelegenes halbkugeliges Gebilde mit zarten Einkerbungen, welches wie mit zwei Stielen in der Tiefe wurzelt. Dietl¹⁾ schildert dasselbe folgendermassen: „Es entwickeln sich aus knaufförmigen Combinationen von Fasern, die sich aus Zügen bilden, die in der Mitte liegen und dem Hirnstocke entstammen, neuerdings feinste Fasern, die auf solchen Bildern erst in radial angeordnete Stäbe ziehen, sich abermals auflösen und dann in radial angeordnete Keile eindringen, deren Zahl bei der Biene 10 beträgt.“ Letztere gewähren in zwei auf einander senkrechten Ebenen den Anblick eines Fächers. Diese Erscheinung ist durch den Umstand zu erklären, dass jedes Blatt des Fächers den Querschnitt eines Gebildes vorstellt, das Dietl mit einer Malerpalette vergleicht.

Die Antennenanschwellungen enthalten nach Dietl's Untersuchungen, kugelige Ballen von Marksubstanz. Dieselben stellen ein Netz feinsten Nervenfasern vor, in das sich die Antennennerven auflösen.

Bei der Grille fand Dietl jederseits bloß einen pilzhutförmigen Körper, aus dem ein Stiel entspringt, der nach innen, vorn und unten biegt, sich theilt, einen Stiel nach vorn und oben abgibt, der mit dem der anderen Seite in der Medianebene zusammenstößt und einen zweiten nach aussen neben die Antennenballen sendet. Das fächerförmige Gebilde besteht hier aus 8 Blättern.

Bei *Carabus violaceus* vermisst Dietl an der Hirnoberfläche die pilzhutförmigen Körper, glaubt jedoch die Befunde im Augenganglion so deuten zu können, dass hier der pilzhutförmige Körper in letzteres verlegt sei. Auch beim Flusskrebs fand er ein Analogon des pilzhutförmigen Körpers. Er konnte hier eine Partie von Opticusfasern, welche mit der diesbezüglichen der anderen Seite ein Chiasma mit Semidecussation gebildet hatte, bis in den Stiel desselben verfolgen.

Trotz des letzteren Befundes glaubt Dietl nicht, dass der pilzhutförmige Körper in Beziehung zum Gesichtssinne stehe. Er beruft sich auf die von Rabl-Rückhard gefundene Thatsache, dass bei der blind geborenen Ameisenart *Typhlopone* der pilzhut-

¹⁾ l. c. pag. 499.

förmige Körper entwickelt vorhanden ist, während alle auf den Gesichtssinn bezug habenden Gebilde fehlen. Mit den intellectuellen Fähigkeiten ihn in Verbindung zu bringen, kann sich Dietl wegen des Befundes bei der Grille nicht recht entschliessen, obwohl der pilzhutförmige Körper der letzteren eine geringere Ausdehnung als bei der Biene besitzt.

Ueber den Bau der Augenanschwellung (ganglion opticum) besitzen wir nur spärliche Kenntnisse. Leydig¹⁾ unterscheidet im Innern derselben bei der Ameise folgende Gebilde, welche sämmtlich von der zelligen Rindensubstanz überkleidet werden: „Zunächst dem Hirnstocke lagert eine aus kleinen hellen Ganglienkugeln bestehende Masse; auf diese folgt der Hauptkern des Sehlappens in seiner homogenen granulären Substanz von gleicher Natur wie der Hirnstock, nach aussen davon und getrennt durch eine sich einschiebende Lage von Rindensubstanz erkennt man als mässig dicke Scheibe, in der gewöhnlichen Ansicht als schwach gebogenes helles Band, die dritte und letzte Innenschichte. Denn jenseits derselben erheben sich die Bündel der Sehnerven, deren Streifenzüge übrigens schon von dem Ganglion des Hirnstockes an, wenn auch zum Theil nur spurweise, erkennbar sind.“ Beim Schwimmkäfer findet Leydig²⁾ dieselben drei centralen Partien, nämlich nach innen eine Lage von Zellen, dann die beiden aus granulärer Substanz bestehenden äusseren Abschnitte, welche durch einen Streifen von kleinzelliger Rindensubstanz, welcher sich zwischen dieselben einschiebt, von einander getrennt sind. Leydig ist der Ansicht, dass das Augenganglion ein Gehirntheil sei, von dem erst die Sehnerven zur eigentlichen Retina abgehen, während andere Autoren die Ansicht aussprachen, dass dasselbe noch Anthelle der Retina enthalte.

Eigene Beobachtungen.

Meine ursprüngliche Absicht ging dahin, mich blos mit dem Baue des Augenganglions zu beschäftigen, in der Hoffnung, auf diesem Gebiete Resultate zu erhalten, die sich für die Theorie des facettirten Auges verwerthen liessen. Meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Claus verdanke ich die Anregung, auch das Gehirn in das Bereich meiner Untersuchungen zu ziehen, sowie auch die für die Durchführung derselben nothwendige Unterstützung

¹⁾ l. c. pag. 238.

²⁾ l. c. pag. 239.

mit Rath und That, wofür ich demselben meinen tiefgefühlten Dank ausspreche.

Die Methode, die ich bei der Präparation der Gehirne anwandte, ist von der Dietl's in einigen Punkten verschieden. Ich hielt es für zweckmässig, die Thiere nach Eröffnung des Kopfschildes in Alkohol zu härten und erst, wenn dies geschehen war, das Gehirn aus demselben herauszupräpariren. Die Insectengehirne wurden in toto mit Carminammoniak oder Pikrocarmin gefärbt und dann in Schnitte zerlegt. Die Gehirne der Krebse wurden zuerst in Schnitte zerlegt und nachher mit Tinctionsmitteln behandelt.

Ich will mit dem Gehirne der Insecten und zwar mit demjenigen, welches die niedrigste Organisation aufwies, dem der Libellenlarve (*Aeschna*, *Libellula*) beginnen.

Bekanntlich überragt bei der Libelle die Augenanschwellung, den colossalen Facettenaugen entsprechend, welche das Thier auch im Larvenzustande besitzt, das übrige Gehirn beträchtlich an Grösse. Aus dem Gehirn entspringen nach vorn zu oberst die Wurzeln zum ganglion frontale (Fig. 1 und 6, ngf), aus welchem der unpaare Schlundmagennerv (Fig. 1, nn) hervorgeht, unter denselben die verhältnissmässig dünnen Antennennerven aus kleinen Anschwellungen, zu unterst die zum unteren Schlundganglion ziehende Commissur Fig. 1 u. Fig. 6, sc). Der Rindenbeleg des Gehirns überzieht dasselbe, mit Ausnahme eines vorn und unten zwischen den beiden Schlundcommissuren gelegenen Gebietes, vollständig. Derselbe besteht aus grossen, in der oberen Medianebene und neben derselben, sogar colossalen Ganglienzellen. Auf der oberen Seite des Gehirns geht der Rindenbeleg des Gehirns in den des Augenganglions über. Bei letzterem hat er jedoch einen kleinzelligen Charakter angenommen. Ein an der hinteren unteren und äusseren Fläche des Gehirns gelegener kreisförmiger Theil des Rindenbeleges (Fig. 10, apk) zeichnet sich durch viel intensivere Färbung mit Carminammoniak, als dies beim übrigen Rindenbelege der Fall ist, aus. Mit Hartnack's System Nr. 8 untersucht, zeigt sich, dass derselbe aus dicht aneinander gelagerten kleinen Zellen besteht. Dieselben lassen einen verhältnissmässig grossen Kern, der von einer spärlichen Menge eines sich nur wenig färbenden körnigen Protoplasmas umgeben ist, erkennen. An einzelnen Zellen konnte ich auch Fortsätze nachweisen.

Bevor ich den Bau des Gehirns einer Besprechung unterziehe, will ich eine Beschreibung der im Augenganglion gelegenen Gebilde voraussenden. Ich wähle zu diesem Zwecke als besonders

hierfür geeignet einen Frontalschnitt (Fig. 7) durch dasselbe. An dem äusseren Rande desselben sieht man die mit einem schwarzen Pigmente umhüllten Sehstäbe (ss), welche, dicht aneinander gelagert, einen Bogen bilden, dessen Convexität nach aussen und oben gerichtet ist. Von der Sehstabschichte nach innen fortschreitend, trifft man eine Anzahl horizontal verlaufender Nervenbündel (nbs), welche die obige Schichte mit dem nächstfolgenden Gebilde verbinden. In der Nähe der Sehstäbe sah ich an einzelnen Bündeln eine Theilung in 2 kleinere Bündel. Ich fasse die Gesamtheit dieser Nervenbündel unter dem Namen Nervenbündelschichte zusammen.

Zunächst erscheint nun ein aus 3 Schichten bestehendes Gebilde, das, ebenso wie die Sehstabschichte, einen nach aussen convexen Bogen darstellt. Der obere innere Rand desselben ist hakenförmig nach abwärts gebogen. Die äusserste ks) der 3 Schichten dieses Gebildes besteht hauptsächlich aus Kernen, welche sich mit Carminammoniak stark färben; ich bezeichne dieselbe als Körnerschichte.

Die mittlere Schichte (ms) besteht aus einer Substanz, welche in ihrem Aussehen lebhaft an die granulären Schichten der Wirbelthierretina erinnert. Ich bezeichne sie als granuläre oder Moleculärschichte. Sie gehört, soviel ich mich bei der Stubenfliege überzeugen konnte, der Marksubstanz Dietl's an, indem sie sich mit Ueberosmiumsäure intensiver als die übrigen nervösen Elemente färbt. Mit Carminammoniak färbt sich die Marksubstanz, wenigstens an nicht zu lange in Alkohol gehärteten Präparaten, stärker als die Nervenfasern, schwächer aber als die Ganglienzellenrinde. Auch die Moleculärschichten der Wirbelthierretina färben sich, soviel ich mich bei Triton cristatus davon überzeugen konnte, mit Ueberosmiumsäure intensiver als die übrigen Schichten derselben.

Die innerste Schichte (gs) lässt nebst Kernen auch Ganglienzellen erkennen. Ich nenne sie deshalb Ganglienzellenschichte. Alle 3 Schichten enthalten in querer Richtung sie durchziehende Nervenfasern. Gegen den inneren, nach oben gelegenen, hakenförmigen Rand zu wird die Moleculärschichte dünner und verschwindet allmähig, so dass die Ganglienzellenschichte und die Körnerschichte mit einander verschmelzen.

Ich muss hier voraussenden, dass ich die Sehstabschichte, Nervenbündelschichte, Körnerschichte, Moleculärschichte und die Ganglienzellenschichte unter dem Namen Retina zusammenfasse,

und werde am Schlusse dieser Arbeit die Gründe, die mich zu dieser Bezeichnung berechtigten, anführen.

Nachdem die Nervenfasern die Retina verlassen haben, durchkreuzen sie sich derart, dass die vom obern Rande der Retina kommenden Fasern nach unten ziehen, während die zu unterst aus derselben hervorgehenden den entgegengesetzten Verlauf erkennen lassen. Hierauf treten, nachdem die Kreuzung stattgefunden hat, die äusseren Nervenfasern zu den ihnen zunächst gelegenen Theilen des Rindenbeleges, während die in der Mitte verlaufenden in ein keilförmiges Ganglion (kg), das hier im Querschnitte dreieckig erscheint, eintreten. Nachdem sie dieses durchsetzt haben, gelangen sie in ein aus feinkörniger Masse bestehendes Gebilde (am), das die für die Marksubstanz charakteristische Reaction zeigt. Einzelne Fasern (m) verlaufen zwischen dem Rindenbelege und dem keilförmigen Ganglion und treten direct in das oben erwähnte Gebilde ein, das ich äusseres Marklager nennen will. Es besitzt dasselbe eine äussere convexe und eine innere concave Oberfläche. Die Marksubstanz ist in demselben in mehreren concentrischen Schichten angehäuft, zwischen welchen man Fasern verlaufen sieht. Ich konnte von aussen kommende Fasern einerseits in die zwischen den Schichten der Marksubstanz liegenden Spalten umbiegen, andererseits hier verlaufende Nervenfasern zum Rindenbelege ziehen sehen, so dass die Vermuthung nahe liegt, dass auch auf diesem Wege Sehnervenfasern zum Rindenbelege gelangen. Manchmal konnte ich auch in den Spalten zwischen den Markscheiden zellige Gebilde eingelagert finden. Nachdem die Fasern das äussere Marklager und eine Schichte (zs), welche dieselben kleinzelligen Elemente, wie der Rindenbeleg des Augenganglions, aufweist, verlassen haben, durchkreuzen sie sich abermals auf ähnliche Weise wie in der früher besprochenen Kreuzung. Ein Theil von Fasern tritt mit einem an der Unterseite des Augenganglions gelegenen Zellenlager (zl), das aus einer Reihe von Schnitten als dem Rindenbelege angehörig sich erweist, in Verbindung, während ein zweiter Theil zu einem Marklager (im), das ich als inneres bezeichnen will, tritt. Letzteres empfängt ebenfalls Fasern vom oben erwähnten Zellenlager. In die Kreuzung, die ich zum Unterschiede von der aus den von der Retina kommenden Fasern gebildeten Kreuzung, welche ich äussere nenne, als innere bezeichnen will, finden sich Ganglienzellen eingestreut. Am oberen äusseren Rande des inneren Marklagers liegt ein aus kleinen Ganglienzellen bestehendes zapfenartiges Ge-

bilde (z), das sich mit Carmin sehr intensiv färbt. Das innere Marklager, welches eine eiförmige Gestalt hat, zeigt ebenfalls eine schichtenweise Anordnung der homogenen feinkörnigen Marksubstanz. Zwischen den Marksichten ziehen Bündel von Nervenfasern aus demselben zum Gehirn, ferner finden sich hier deutliche Ganglienzellen eingelagert. Von den das innere Marklager verlassenden Fasern tritt ein Theil (co) auf die andere Seite des Gehirns hinüber und bildet mit den diesbezüglichen Fasern der anderen Hirnhälfte eine commissurenartige Verbindung zwischen den beiden inneren Marklagern. Ein anderer Theil der aus dem inneren Marklager kommenden Nervenfasern zieht zum oberen Rindenbelege des Gehirns.

Schon oben wurde erwähnt, dass eine nach hinten, unten und aussen gelegene Partie des Rindenbeleges durch ihre intensivere Färbung mit Carmin und die Kleinheit der sie zusammensetzenden Elemente sich vom übrigen Rindenbelege auszeichne. Aus derselben entspringt ein Bündel von Nervenfasern (Fig. 8 u. 9. ast), das nach vorn, oben und innen zieht. Zu demselben gesellt sich ein zweites Bündel von Nervenfasern (ist), das von einer oben, hinten und nahe der Medianebene gelegenen Partie des Rindenbeleges entspringt. Beide Bündel vereinigen sich zu einem gemeinsamen, das die Richtung des äusseren Bündels weiter behält und vorn, oben, nahe der Medianebene, kolbig angeschwollen (Fig. 7 und 8, g st) zu enden scheint.

Auf Horizontalschnitten durch das Gehirn trifft man ein in der Mitte desselben gelegenes Gebilde (Fig. 8, fg), das hier die Form eines Halbmondes zeigt, dessen Concavität nach vorn, dessen Convexität nach rückwärts gelegen ist. An Frontalschnitten sieht man dasselbe Gebilde in Form eines Kreissegmentes, dessen Basis nach abwärts gerichtet ist. In beiden Schnitttrichtungen erscheint dieses Gebilde, das, seiner Lage nach, dem medianen Commissurensystem Leydig's und dem fächerförmigen Gebilde Dietl's entspricht, von einer Menge von Nervenfasern umschlossen, die der Begrenzungslinie desselben parallel laufen. Auch eine grosse Anzahl von Kernen findet man zwischen dieselben eingelagert. Einzelne dieser Fasern sah ich manchmal in das fächerförmige Gebilde, welche Bezeichnung Dietl's ich beibehalte, umbiegen, konnte jedoch den weiteren Verlauf derselben nicht feststellen.

Oberhalb dieses Gebildes sieht man zwei Bündel von Nervenfasern in der Medianebene sich in Form eines X kreuzen (Fig. 8 und 9, Ch). Einmal konnte ich einzelne Fasern der Schlund-

commissur in einige der gekreuzt liegenden Fasern übergehen sehen (Fig. 9).

Noch muss ich eines bisher unbekannten Nervenpaares erwähnen, das in der Medianebene an der hinteren unteren Fläche des Gehirns entspringt. Man beobachtet an einem Frontalschnitte,¹⁾ dass aus zwei Wurzeln, welche sich sofort, nachdem sie aus dem Gehirn hervorgegangen, vereinigen, ein Nerv entspringt, der, knapp an der Hinterfläche des Gehirns verlaufend, sich nach aufwärts begibt und in mehrere Aeste theilt. Im unpaaren Theile dieses Nerven konnte ich einzelne Fasern sich kreuzen sehen. Die intracerebrale Verlaufsweise dieses Nerven ist eine höchst eigenthümliche. An Sagittalschnitten sieht man ihn (Fig. 11, nm) nach vorn ziehen, wobei er stets an der Unterseite des Gehirns bleibt. An durch den vordersten Theil des Gehirns geführten Frontalschnitten kann man beobachten, dass, nahe der Medianebene, zwei Faserbündel (Fig. 7 nm) schräg nach oben zu einem median gelegenen Theile des Rindenbeleges ziehen. Einigemal konnte ich das untere Ende des oben besprochenen Faserbündels hakenförmig umgebogen sehen, so dass ich nicht zweifeln kann, dass dieselben die Fortsetzung des median gelegenen Nervenpaares vorstellen. Ueber das periphere Ende desselben bin ich leider zu keinem bestimmten Resultate gelangt. Der unpaare Nervenstamm theilt sich, wie ich schon erwähnte, in mehrere Aeste. Von denselben begeben sich zwei in schräger Richtung nach vorn und oben, die Hauptfasermasse des Nerven zieht aber vertical nach aufwärts und theilt sich in vier Aeste. An dem oberen Ende jedes Astes sieht man das Neurilemm sich trichterförmig erweitern und in die Matrix chitigena übergehen. In dem Trichter liegt ein Haufen von Ganglienzellen (g), von denen einzelne nach oben gerichtete, kurze Fortsätze erkennen liessen. Es scheint wohl zweifellos, dass dieser Nerv einem Sinnesorgane angehört. Möglich wäre es, dass er in Beziehung stünde zu den in grosser Anzahl auf dem oberen Kopfschilde vorhandenen Hautborsten; es gelang mir jedoch nicht eine Nervenfaser zu einer Hautborste zu verfolgen. Andererseits wäre auch denkbar, dass dieser Nerv zu den zwischen der Matrix und der Chitinschichte liegenden, pallisadenförmigen Zellen in Beziehung stünde, welche möglicherweise ein frühes Entwicklungsstadium der Sehstäbe der einfachen Augen, welche das Thier im entwickelten Zustande besitzt, deren die Larve jedoch entbehrt,

¹⁾ Siehe Fig. 10.

vorstellen. Gegenwärtig bin ich, da mir keine entwickelten Libellen zur Verfügung stehen, nicht in der Lage, diese Frage zu entscheiden.

Die Tracheen (tr), welche das Libellengehirn versorgen, enthalten ein intensiv schwarzes Pigment, welches störend auf die Untersuchung des Gehirns einwirkt, das Studium der Verlaufsweise derselben jedoch erleichtert. Von rückwärts kommen jederseits zwei grössere Tracheen für das Augenganglion nebst kleineren für das Gehirn. Die äussere dieser Tracheen verläuft unterhalb der Nervenbündelschichte, die innere unterhalb der inneren Kreuzung und sendet einen ganzen Fächer von Tracheenästen (Fig. 7) nach aufwärts. Im Gehirne bilden die Tracheen zwischen dem Rindenbelege und der Nervenfasermasse (von Leydig Nucleus genannt) eine reichliche Menge von Verzweigungen, wodurch das Gehirn seine eigenthümliche rauchgraue Farbe erhält, von denen in's Innere Tracheen, meist der Verlaufsweise grösserer Nervenbündel folgend, treten. Die Tracheen der Retina sind pigmentlos.

Noch muss ich hier einiger rundlicher Körper (Fig. 12) erwähnen, die in der Nähe des Libellengehirns, namentlich der vorderen Fläche desselben, häufig in grösserer Anzahl sich fanden. Der Querdurchmesser derselben beträgt 0.05 Mm. Ich konnte an denselben eine bindegewebige Hülle (bd) und einen, aus gelben Kügelchen bestehenden Inhalt (d) wahrnehmen. Im Innern dieser Körper war ein grosser Kern (n) und in letzterem ein wandständiges Kernkörperchen (nl) zu beobachten. Diese Gebilde erinnern in ihrem Aussehen lebhaft an das eines Eies. Es dürften dieselben wohl auch Eier eines Parasiten vorstellen.

Das Gehirn des Schwimmkäfers (*Dytiscus marginalis*) und das des Wasserkäfers (*Hydrophilus piceus*) zeigen nur Unterschiede untergeordneter Art, weshalb ich beide hier gemeinschaftlich besprechen will. Was die äussere Gestalt des Gehirns betrifft, verweise ich auf die Abbildung Leydig's.¹⁾ Ein Sagittalschnitt durch dasselbe (Fig. 13) lässt nach vorn und unten die verhältnissmässig kleinen Antennenanschwellungen (aa) erkennen; unterhalb derselben entspringt der paarige Schlundmagennerv (np), der, wie an Leydig's Abbildung dargestellt ist, schlingenförmig nach rückwärts sich begibt. Er bezieht seine Fasern aus der nach hinten und unten ziehenden Schlundcommissur (sc). Der Ganglienzellenbeleg, welcher das Gehirn umgibt, fehlt blos an

¹⁾ Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864. Tafel IX, Fig. 1.

einer unten und hinten gelegenen medianen Stelle. Unter den oben medianwärts gelegenen Zellen sind auch hier einzelne grösser, wenn auch nicht in der Masse, wie bei der Libellenlarve, als im übrigen Rindenbelege. An der hinteren oberen Fläche des Gehirns finden sich jederseits zwei nahe aneinander liegende namentlich bei *Hydrophilus* deutlich von einander geschiedene Partien (Fig. 18 apk und ipk) im Rindenbelege, welche durch intensivere Färbung mit Carmin und durch die Kleinheit der sie zusammensetzenden Elemente sich vom übrigen Rindenbelege unterscheiden.

Das Augenganglion zeigt in seinem Baue einige wesentliche Abweichungen von dem der Libellenlarve. Dasselbe ist, sammt allen dazu gehörigen Theilen, vom übrigen Gehirne durch einen Nerven abgetrennt, so dass auch der Rindenbeleg des Gehirns nicht mehr mit dem des Augenganglions im Zusammenhange bleibt. Da beim Schwimmkäfer das Augenganglion zum Gehirn eine Lage einnimmt, die für die Anfertigung von Frontalschnitten durch beide Gebilde nicht günstig ist, wähle ich zur Darstellung der oben bezeichneten Verhältnisse den Rosenkäfer (*Cetonia aurata*).

An einem Frontalschnitte durch das Augenganglion (Fig. 14) desselben beobachtet man, nach innen von der Sehstabschichte (s s), die etwas verändert sich ausnehmende Nervenbündelschichte (n bs). Die Fasern derselben kommen nämlich aus der zunächst nach innen liegenden Schichte in grössere Bündel zusammengefasst, welche sich dann gegen die Sehstabschichte zu mehrfach dendritisch theilen. Die Anzahl der Hauptbündel ist an unserem Präparate 2, beim Schwimmkäfer in derselben Schnittrichtung 2—3, an Horizontalschnitten (Fig. 15) 5—6, so dass bei letzteren 10 bis 15 Bündel aus der Nachbarschichte hervortreten. Das Neurilemm, welches das Gehirn sammt dem Augenganglion umhüllt, überzieht auch die Hauptbündel sammt ihren Verzweigungen und lässt blos eine aus feinen Bündeln bestehende Schichte (Fig. 15 f) frei, welche sich an ihrem Ende noch einmal in je zwei kurze Aeste theilen. Die Nervenbündel sind von einem schwarzen Pigment umhüllt, welches nur an den Hauptbündeln in geringerer Menge vorhanden ist.

Die nächste Schichte, die Körnerschichte (Fig. 14 und 15, ks) enthält rundliche Kerne (Fig. 16, a), welche sich mit Carmin intensiv färben und einen grobkörnigen Inhalt einschliessen. Fortsätze konnte ich an keinem derselben wahrnehmen. Die Moleculär-

schichte (ms), welche nach innen von der vorigen liegt, lässt ausser den sie durchziehenden Nervenfasern nur noch jene eigenthümliche feinkörnige Masse, wie bei der Libellenlarve, erkennen. In der hierauf folgenden, der Ganglienzellschichte (gs), konnte ich hier ebenfalls Ganglienzellen (Fig. 16, b) mit grossem Kerne nachweisen. An einer grossen Zahl derselben konnte ich Fortsätze beobachten; nach der Anzahl derselben zu schliessen, scheint ein grosser Theil derselben bipolar zu sein. Ausserdem konnte ich auch noch Kerne (Fig. 16, c), welche vollkommen denen der Körnerschichte gleichen, auffinden.

Ein eigenthümliches Verhalten zeigt der Rindenbeleg des Augenganglions zu den drei Innenschichten der Retina, wie an einem Horizontalschnitte durch dasselbe (Fig. 15) am deutlichsten hervortritt. Man kann hier nämlich keine Grenze zwischen dem Rindenbelege einerseits, der Körner- und Ganglienzellschichte andererseits, wahrnehmen. Es sieht so aus, als würde der Rindenbeleg sich gabelförmig theilen und zwischen diese Theile eine dritte neue Schichte (die Moleculärschichte) aufnehmen.

Nachdem die Nervenfasern die Retina verlassen haben durchkreuzen sie sich vollständig (Fig. 14, ak) auf dieselbe Weise wie bei der Libellenlarve. Dann ziehen die nach aussen liegenden Fasern zum Rindenbelege (rg), die inneren durch das keilförmige Ganglion (kg) zum äusseren Marklager (am), einzelne direct zum äusseren Marklager, an dessen innerem Ende eine Lage von Ganglienzellen (zs) sich befindet. Man sieht nun die Fasern, nachdem sie das äussere Marklager verlassen haben, sich abermals durchkreuzen (ik) und zum inneren Marklager (im) gehen, das durch einen Faserzug (a) in 2 Theile gespalten ist. Die innere Kreuzung liegt hier nicht an der unteren Seite des Augenganglions, wie bei der Libellenlarve, sondern erscheint etwas nach aufwärts verschoben. Die aus dem inneren Marklager zum Gehirn ziehenden Nervenfasern bilden den auch makroskopisch erkennbaren Sehnerven.

Der Ansicht Dietl's, welcher, wie ich zu Anfang erwähnt, bei Carabus den pilzhutförmigen Körper in das Augenganglion verlegte, kann ich, meiner obigen Darstellungsweise entsprechend, nicht beistimmen. Seiner Abbildung nach zu schliessen, ist es das äussere Marklager und der neben demselben befindliche Rindenbeleg, die ihm zu dieser Deutung verleiteten. Ich muss vielmehr andere Gebilde als den pilzhutförmigen Körpern analog erklären.

Von den oben beschriebenen, hinten und oben gelegenen Partien des Rindenbeleges, die sich mit Carmin viel intensiver als der übrige Rindenbeleg färben, erwähnte ich schon, dass dieselben viel kleinere Elemente enthalten. Isolirt zeigen dieselben (Fig. 17) einen grossen, mit Carmin stark gefärbten Kern, umgeben von einem nur sehr schwach sich färbenden körnigen Protoplasma. Aus jedem dieser Abtheilungen des Rindenbeleges, die ich den pilzhutförmigen Körpern der Biene, Werre u. s. w. vergleichbar halte, entspringt je ein Stiel von Nervenfasern, somit jederseits je ein äusserer (Fig. 18, ast) und ein innerer (ist). Beide Stiele ziehen jederseits nach vorn und unten und vereinigen sich mit einander zu einem Bündel (gst), welches dieselbe Richtung eine kurze Strecke beibehält. Dann theilt sich der gemeinsame Stiel in zwei Theile, einen äusseren, der nach vorn und oben zieht und an der Hirnoberfläche schwach kolbig angeschwollen endet, und einen inneren Theil (ist), welcher winklig umbiegt, nach innen unterhalb des weiter unten zu besprechenden fächerförmigen Gebildes (fg) sich begibt und mit dem gleichartigen Faserbündel der anderen Hirnhälfte in der Medianebene zusammentrifft. Beide zeigen hier abgerundete Enden, die sich gegenseitig berühren, jedoch keinen Faserübertritt von einem Faserbündel in das andere erkennen lassen. Leydig¹⁾ hat dieselben ebenfalls wahrgenommen und als Endkolben, welche „in der Mittellinie hart aneinander liegen, jedoch nicht ineinander übergehen“, beschrieben.

Das fächerförmige Gebilde erscheint sowohl im Horizontalschnitt (Fig. 19, fg), als auch im Frontalschnitte (Fig. 18, fg) linsenförmig. In beiden genannten Schnittrichtungen sieht man dasselbe von bogenförmigen, an der Peripherie desselben ziehenden Faserzügen von Nerven umgeben, zwischen welche eine Menge von Kernen eingelagert ist. An Frontal- und an Horizontalschnitten konnte ich einzelne Fasern aus diesen Faserzügen in das fächerförmige Gebilde einbiegen und in sagittaler Richtung eine Strecke weit in demselben verfolgen. Besonders lehrreich für die Structur des fächerförmigen Gebildes war ein Horizontalschnitt durch dasselbe (Fig. 19). Ich sah hier einen Faserzug in frontaler Richtung in das fächerförmige Gebilde eintreten, von welchem wieder Fasern ebenso, wie ich es von den peripher liegenden erwähnte, theils in den vorderen, theils in den rückwärtigen Theil desselben umbiegen und eine Strecke weit meist in sagittaler Richtung in dasselbe

¹⁾ l. c. pag. 239.

hinein ziehen. Auch aus einem in der vorderen Medianebene gelegenen Theile (rz) des Rindenbeleges entspringende Fasern konnte ich in das fächerförmige Gebilde ziehen sehen. Zu dem Vergleiche mit einem Fächer berechtigt noch am meisten der Frontalschnitt, wo die Richtungen der das fächerförmige Gebilde durchziehenden Fasern nach abwärts convergiren. Da an Sagittalschnitten durch dasselbe, wie ich auch bei der Libellenlarve beobachten konnte, in verschiedener Richtung, meist bogenförmig verlaufende Fasern sich finden, mir andererseits nur selten an in anderer Richtung geführten Schnitten gelungen ist, von peripher um dasselbe liegenden Fasern solche, welche in dasselbe einbiegen, bis in die Nähe der entgegengesetzten Peripherie zu verfolgen, halte ich es, wenigstens für einen grossen Theil solcher Fasern, welche aus der Peripherie in dasselbe einbiegen, für wahrscheinlich, dass dieselben ihre Richtung abermals ändern, um zu einem anderen Faserzuge an einem anderen Theile der Peripherie zu gelangen. Es wäre demnach das fächerförmige Gebilde ein Ort, in welchem eintretende Faserzüge sich auflösen, um denselben in verschiedenster Richtung zu verlassen.

Oberhalb des fächerförmigen Gebildes fand ich hier ebenfalls eine in der Medianebene liegende Kreuzung von Nervenfasern, jedoch gelang es mir hier nicht, Fasern aus der Schlundcommissur in dieselbe zu verfolgen. Die Schlundcommissur lässt an ihrer Uebergangsstelle in das Gehirn eine Anschwellung erkennen, welche von einer Fortsetzung des Rindenbeleges vom Gehirn auf den oberen Theil derselben herrührt. In diesem Zellenbelege der Schlundcommissur sah ich einen Theil von Fasern der letzteren entspringen.

Die verhältnissmässig unbedeutend entwickelte Antennenanschwellung (Fig. 18, aa) ist von einer Lage grosser Ganglienzellen umgeben. Die ungemein feinen Fasern, die im Innern derselben vorhanden sind, scheinen hier wenigstens kein Netzwerk zu bilden, im Gegentheil schien es mir, als würden sich dieselben blos durchflechten. Aus der Antennenanschwellung sah ich Fasern hervortreten, welche zu einem nach innen von den pilzhutförmigen Körpern gelegenen Theile des Rindenbeleges ziehen und in den Ganglienzellen desselben enden. In ihrem bogenförmigen Verlaufe nach aufwärts kreuzen sich dieselben mit dem inneren Stiele der pilzhutförmigen Körper. Begleitet werden dieselben von Fasern (Fig. 18, fa), welche aus der Antennenanschwellung sich zum fächerförmigen Gebilde begeben.

Ueber das Verhältniss der aus dem Sehnerven kommenden Fasern zum Rindenbelege konnte ich hier keine Resultate erhalten, wohl aber sah ich sie auch hier an der Unterseite des Hirns von dem Sehnerven der einen Hirnhälfte in den der anderen Fasern commissurenartig übergehen.

Ich gehe nun dazu über, das Gehirn der Schmeissfliege (*Musca vomitoria*), der Goldfliege (*M. Caesar*) und der Stubenfliege (*M. domestica*) gemeinsam einer Besprechung zu unterziehen. Die Lage des Gehirns in der Schädelkapsel hat mit der bei den Hymenopteren einige Aehnlichkeit; doch bestehen auch zwischen diesen, namentlich was die Lage des unteren zum oberen Schlundganglion betrifft, Verschiedenheiten. Man kann sich dieselbe am besten versinnlichen, wenn man sich vorstellt, dass der ganze Kopf um eine horizontale Axe um 90° gedreht worden sei, so dass das untere Schlundganglion, wie es Fig. 20 darstellt, oberhalb des oberen Schlundganglions zu liegen kömmt. Beide sind durch eine kurze, massige Commissur mit einander verbunden (Fig. 2 und 20, sc), so dass nur ein enges Lumen für den hindurchtretenden Oesophagus (Fig. 2, oe) zwischen beiden bleibt. Nach unten und hinten liegt die verhältnissmässig beträchtliche Antennenanschwellung (Fig. 20 und 20, aa). Der Rindenbeleg, welcher den eigenthümlichen kleinzelligen Charakter, wie bei den Hymenopteren, besitzt, überzieht die ganze Oberfläche des Gehirns und lässt blos die inneren Flächen der Antennenanschwellungen frei. Vom Gehirn setzt er sich auf die Schlundcommissur und von dieser auf das untere Schlundganglion fort, welches, wie alle Bauchstrangsganglien, blos an seiner, hier nach hinten gelegenen Basis eine Ansammlung von Ganglienzellen (Fig. 20, ru) besitzt.

Dem veränderten Verhältniss der Lage des Gehirns zum übrigen Körper entsprechend, musste ich, um die Theile des Augenganglions in einer den bei den früher besprochenen Gehirnen analogen Schnittrichtung zu studiren, Horizontalschnitte von demselben anfertigen. Vor Allem fällt bei Betrachtung eines solchen (Fig. 21) auf, dass die Retina durch einen Nerven vom übrigen Gehirne losgetrennt erscheint. Man kann diesen Nerven als Analogon des nervus opticus der Wirbelthiere auffassen. Dieselbe Thatsache habe ich auch bei anderen Dipteren, einer Syrphide und bei der Bremse (*Tabanus bovinus*) beobachtet. In der Retina findet man die von früher her bekannten Schichten. Nahe dem äusseren Rande der Sehstabschichte (ss) sieht man zwischen den Sehstäben eine Anzahl von Kernen (sk), welche als

Reste derjenigen Zellen, aus denen letztere entstanden sind, aufgefasst werden. Die Sehstabschichte ist durch eine Membran (le), welche die Fortsetzung der matrix chitinogena darstellt, und welche die älteren Autoren als Sclerotica bezeichneten, von der hierauf folgenden Nervenbündelschichte getrennt. Letztere (nbs) besteht nicht, wie bei den früher untersuchten Insecten, aus Bündeln von Nerven, sondern aus kurzen, dicht aneinander liegenden, parallel verlaufenden Fasern. Ich behalte dennoch die oben angeführte Bezeichnung für diese Schichte bei, indem sie diejenige Form bezeichnet, die dieselbe dort, wo sie zu einer grösseren räumlichen Entwicklung gelangt, charakterisirt.

Zwischen der letztgenannten Schichte und der Körnerschichte findet man abermals eine von durchtretenden Nervenfasern, ebenso wie die früher genannte, siebförmig durchlöchernte Membran (li). Dieselbe ist die Fortsetzung der das Neurilemm hier ebenso, wie bei den Hymenopteren, vertretenden Tracheenblase, welche um das Gehirn eine Hülle bildet. Von der Körnerschichte (ks) ist ein Theil (ks.) in das Innere der Moleculärschichte (ms) hineingeschoben. Ich halte es nicht für gerechtfertigt, diesem Theile der Körnerschichte die Bedeutung einer selbstständigen Schichte beizulegen. Für die beiden letztgenannten Schichten und die Ganglienzellenschichte (gs), deren Elemente hier ungemein klein sind, gilt im Uebrigen das, was ich bei der Libellenlarve und dem Schwimmkäfer über dieselben erwähnte.

Die aus der Retina kommenden Fasern, welche den Sehnerven (no) bilden, durchkreuzen sich in demselben. Nachdem dies geschehen ist, treten die Fasern desselben theils in den Rindenbeleg (rg) ein, theils in das keilförmige Ganglion (gk), welches sie durchziehen, um zu dem mehrfach geschichteten äusseren Marklager (am) zu gelangen. Einzelne Fasern ziehen aus dem Sehnerven zwischen dem Rindenbelege und dem keilförmigen Ganglion direct in das äussere Marklager, an dessen innerer Fläche eine dünne Schichte von Ganglienzellen zu finden ist. Die Nervenfasern, welche das äussere Marklager durchziehen, convergiren nach der Innenfläche desselben zu und bilden dann die innere Kreuzung (ik). Der Faserverlauf in derselben ist, soweit ich entnehmen konnte, folgender. Ein Theil von Fasern (a), welche ungefähr der Mitte des äusseren Marklagers entstammen, zieht nach innen und vorn und theilt das innere Marklager (im) in einen vorderen und einen rückwärtigen Theil. Von diesen Fasern geht ein Theil zum vorderen Rindenbelege des Augenganglions (m) und einzelne

Fasern direct ins Gehirn, ein anderer Theil biegt in den rückwärtigen Theil des inneren Marklagers ein. Die vom vorderen Theile des äusseren Marklagers kommenden Nervenfasern (v) begeben sich zum rückwärtigen Abschnitte des inneren Marklagers, während die aus dem rückwärtigen Theile des äusseren Marklagers hervorgehenden Fasern (h) zum vorderen Rindenbelege (rgv) des Augenganglions ziehen. Aus diesem Theile des Rindenbeleges entspringt eine Menge von Fasern, welche bogenförmig nach innen und hinten ziehen und in's innere Marklager sich begeben. Letztgenanntes Gebilde erhält mithin seine Fasern sowohl vom äusseren Marklager als auch vom Rindenbelege des Augenganglions. Von den das innere Marklager verlassenden Fasern konnte ich einen Theil in dem benachbarten Rindenbelege des Gehirns entspringen sehen. Ein anderer Theil dieser Fasern bildet mit den diessbezüglichen der anderen Hirnhälfte eine die beiden inneren Marklager mit einander verbindende Commissur. Dieselbe ist in dem oberen Theile des Gehirns, schon nahe dem Oesophagus, zu finden.

An der vorderen Hirnfläche, und zwar nach oben und aussen von dem später zu besprechenden fächerförmigen Gebilde, findet man jederseits einen ovalen, aus Marksubstanz bestehenden Körper (Fig. 22. mks), welcher von einer dünnen Schichte des Rindenbeleges überzogen wird. In diesen Körper sieht man zwei Stiele eintreten, welche Fasern radienförmig in denselben ausstrahlen lassen. Nach rückwärts vereinigen sich diese Stiele, nahe dem obigen Gebilde, zu einem gemeinsamen Stiele (gst), der einen nach hinten und sanft nach abwärts gerichteten Verlauf einschlägt. Derselbe theilt sich hierauf in zwei Aeste, von denen der äussere in der Richtung des Pfeiles pq (Fig. 20) nach vorn und unten zieht (Fig. 23, ast) und an der unteren Hirnfläche mit abgerundetem Ende aufzuhören scheint. Die beiden inneren Aeste (Fig. 23, ist) biegen, vom gemeinsamen Stiele bogenförmig einen horizontalen Verlauf einschlagend, nach innen und begeben sich hinter das fächerförmige Gebilde, wo sie sich in der Medianebene mit ihren abgerundeten Enden berühren. Das oben genannte Marklager sammt der umgebenden Rinde halte ich für ein Analogon der pilzhutförmigen Körper. Der Verlauf der aus demselben entspringenden Stiele stimmt, wenn man die veränderte Lage des Gehirns berücksichtigt, mit dem beim Schwimmkäfer überein. Die beiden pilzhutförmigen Körper sind somit hier in einen verschmolzen, wie Dietl diess auch bei der Grille fand.

Für das fächerförmige Gebilde (Fig. 22 fg) kann ich das, was ich beim Schwimmkäfer über den Faserverlauf in demselben angab, bestätigen. Dasselbe hat in seiner Form hier schon etwas mehr Aehnlichkeit mit dem eines Fächers. Oberhalb und hinter demselben liegt ein Gebilde, das aus Marksubstanz besteht und die Form eines Ringwulstes besitzt. In der beiliegenden Abbildung (Fig. 22, wg) erscheint dasselbe schief getroffen, so dass der Schnitt durch dasselbe hier die Form eines Halbmondes besitzt. Auch bei der Biene und der Grille ist dieses Gebilde vorhanden. Dietl¹⁾ erwähnt auch dasselbe, hebt jedoch nicht hervor, das dasselbe die Form eines Ringes hat. Von den an der Peripherie des fächerförmigen Gebildes liegenden Fasern sah ich hier ebenfalls eine Anzahl derselben bogenförmig in dasselbe hineinziehen. Eine Anzahl von Fasern, welche in horizontaler Richtung von aussen kommen, schieben sich zwischen das fächerförmige Gebilde und den Ringwulst ein und lassen in beide Gebilde hineinziehende Fasern erkennen. Von hinten kommen in der Medianebene Fasern, welche einen dem von Dietl bei der Biene als „knaufförmig“ bezeichneten ähnlichen Verlauf zeigen. Dieselben treten grösstentheils in das fächerförmige Gebilde, zum kleineren Theile auch in den Ringwulst. Aus letzterem begibt sich radienförmig eine Menge von Fasern in das fächerförmige Gebilde. Aus dem fächerförmigen Gebilde sah ich mehrmals ein Bündel von Nervenfasern zum pilzhutförmigen Körper ziehen.

Oberhalb des fächerförmigen Gebildes, und zwar schon nahe dem Oesophagus, liegen einige, paarig in der Medianebene angeordnete, colossale Ganglienzellen (Fig. 21, cz). Aus einer dieser central gelegenen Ganglienzellen konnte ich einmal einen in der Richtung nach aussen und hinten ziehenden Fortsatz entspringen sehen.

Die Antennenanschwellung (Fig. 21, aa) ist sehr bedeutend entwickelt. Dieselbe besteht aus rundlichen Ballen von Marksubstanz, die von einander durch Nervenfasern, welche in verschiedenen Richtungen zwischen denselben verlaufen, und dazwischen gelagerte Kerne getrennt sind. Beide Antennenanschwellungen sind durch eine breite Commissur (Fig. 21 und 22, ca) mit einander verbunden. Einigemal konnte ich Fasern aus dem Antennennerven durch diese Commissur in die entgegengesetzte

¹⁾ An Dietl's Abbildung des fächerförmigen Gebildes der Grille (l. c. Fig. 8) ist der Ringwulst derart getroffen, dass er eine ovale Querschnittsfläche zeigt.

Hirnhälfte ziehen sehen. Diese Fasern fand ich mehrmals an der Basis der Antennenanschwellungen hinziehen (Fig. 21, cha. einmal sah ich hier einige Fasern zwischen den kugligen Anhäufungen der Marksubstanz in die Antennencommissur hineinziehen. Einzelne Fasern des Antennennerven entspringen, soviel ich beobachten konnte, aus Ganglienzellen des an der Aussenseite der Antennenanschwellungen gelegenen Rindenbeleges. Der grössere Theil der Fasern desselben löst sich in die Marksubstanz der Antennenanschwellung auf. Ein anderer Theil von Fasern des Antennennerven (Fig. 21, fz) durchzieht die Antennenanschwellung und geht nach vorn und abwärts (Fig. 20, fz) zu einem Theile des vorderen Rindenbeleges, in welchem derselbe entspringt.

Wie ein Sagittalschnitt (Fig. 20) zeigt, geht von den vom Bauchstrange kommenden Fasern ein grosser Theil (le) direct durch die Schlundcommissur in's Gehirn, ein anderer Theil (lu) derselben Fasern begibt sich in einem Bogen in das untere Schlundganglion. Aus letzterem sieht man Fasern (ug) durch die Schlundcommissur zum Gehirn ziehen. Aehnliche Verhältnisse sind von Leydig¹⁾ für die Verlaufsweise der Fasern der Längscommissuren in den Bauchstrangganglien angegeben worden.

Ein der Richtung xy (Fig. 20) parallel geführter Schnitt belehrt uns über die Verlaufsweise des aus dem unteren Schlundganglion entspringenden Nervenpaares (Fig. 24, md). Dasselbe versorgt bekanntlich die Kauwerkzeuge. Ich konnte hier mich überzeugen, dass blos ein kleiner Theil der Fasern (a) desselben seine Ursprungsstätte in Ganglienzellen des Rindenbeleges des unteren Schlundganglions besitzt, während der bei weitem grössere Theil durch die Schlundcommissur zum Gehirn zieht. Von letzterem Antheile des genannten Nervenpaares zieht ein kleineres Faserbündel (c) jederseits durch die Schlundcommissur derselben Seite in's Gehirn: der grössere Theil desselben (b) kreuzt sich mit den diesbezüglichen Fasern der anderen Hälfte des unteren Schlundganglions und tritt durch die Schlundcommissur der entgegengesetzten Seite in's Gehirn. Es ist mithin der Nerv für die Kauwerkzeuge, was den grösseren Theil seiner Fasern betrifft, zu den Hirnnerven zu zählen.

Die grosse Zahl von Commissuren, welche das untere Schlundganglion im Vergleiche zu den anderen Bauchstrangganglien be-

¹⁾ l. c. pag. 242.

sitzt, war auch Leydig¹⁾ aufgefallen. Diese Commissuren vermitteln, wie im weiteren Verlaufe dieser Arbeit sich ergeben wird, blos zum Theile die Kreuzungen des aus dem unteren Schlundganglion entspringenden Nervenpaares.

Bevor ich zur Besprechung des Gehirns der Crustaceen übergehe, will ich einige nicht uninteressante Notizen, welche das Gehirn und das Augenganglion einiger Insecten, mit deren genauerer Untersuchung ich mich wegen Mangels an dem hiezu nöthigen Materiale nicht befassen konnte, betreffen, mittheilen.

Ich will mit der Besprechung der Gebilde, welche das Augenganglion der Biene (*Apis mellifica*) an einem Horizontalschnitte (die Lageverhältnisse des Gehirns sind hier, wie ich schon erwähnte, ähnlich denen der Fliege) erkennen lässt, beginnen. Von der Sehstabschichte (Fig. 25, ss) ausgehend, sieht man nach innen von derselben die Nervenbündelschichte (nbs), dann die Körner- (ks), die Moleculär- (ms) und die Ganglienzellenschichte (gs, in derselben Reihenfolge, wie ich es bei den früher untersuchten Arthropoden angegeben habe. Aufsitzend auf der Aussenfläche der Sehstäbe sind an dem abgebildeten Präparate die kurzen Krystallkegel (k) wahrzunehmen. Nach innen ist die Sehstabschichte durch eine von sie durchziehenden Nervenfasern siebförmig durchbrochene Membran (le), einer Fortsetzung der matrix chitinogena, von der nächstfolgenden Schichte getrennt. Die Nervenbündelschichte (nbs) besteht ebenso, wie bei der Fliege, aus kurzen, dicht aneinander geordneten, parallel verlaufenden Nervenfasern. Sie wird von Tracheen (tr) durchsetzt, welche in der Ebene des hier abgebildeten Schnittes, concentrisch mit den diese Schichte begrenzenden Membranen, verläuft. An Frontalschnitten erscheinen die Nervenfasern durch diese Tracheen auseinander gedrängt, so dass sie in der Mitte dieser Schichte enger, als an den den Nachbarschichten zunächst gelegenen Theilen derselben, zu liegen kommen. Nach innen ist die Nervenbündelschichte durch die Fortsetzung (li) der Tracheenblase von der nächstfolgenden Schichte getrennt. Von der Ganglienzellenschichte (gs) will ich nur erwähnen, dass ich in derselben mit System 8 ebenfalls deutliche Ganglienzellen nachweisen konnte.

Von ganz besonderem Interesse scheint mir der Umstand zu sein, dass der Rindenbeleg des Augenganglions, welcher hier die directe Fortsetzung desjenigen des

¹⁾ l. c. pag. 231.

Gehirns vorstellt, in continuo in den ganglionären Theil der Retina, mit welchem Namen ich die drei nach innen gelegenen Schichten derselben bezeichnen will, übergeht. Es ist der Uebergang dieser Gebilde in einander ein so vollkommener, dass sogar die inneren und äusseren Contouren dieser Gebilde vollständig in einander übergehen. Am Schlusse dieses Aufsatzes werde ich über die Bedeutung dieser Erscheinung zu sprechen Gelegenheit haben.

Der übrige Theil des Augenganglions weist denselben complicirten Bau auf, wie in den früher besprochenen Augenganglien. Die aus der Retina entspringenden Nervenfasern bilden zwei Bündel, welche sich durchkreuzen (ak). Das vom vorderen Theil der Retina entspringende Bündel zieht nach hinten, das vom rückwärtigen Theile derselben entspringende schlägt die entgegengesetzte Richtung ein. Zwischen beiden Bündeln liegt das keilförmige Ganglion (kg). Die Fasern ziehen, nachdem sie sich gekreuzt haben, theils zum Rindenbelege, theils zum keilförmigen Ganglion und durch dasselbe in das mehrfach geschichtete äussere Marklager (am). Diejenigen Fasern, welche direct in das äussere Marklager eintreten, machen hier die grössere Masse derselben aus. An der Innenfläche des äusseren Marklagers liegt hier ebenfalls eine dünne Schichte von Ganglienzellen (zs). Die vom äusseren in das ebenfalls mehrfach geschichtete innere Marklager (im) ziehenden Fasern bilden die innere Kreuzung (ik). Aus dem letzteren Gebilde sieht man zwei Faserstränge entspringen, von welchen der vordere (a) in der Richtung zum vorderen Rindenbelege zieht. Der nach hinten liegende Faserstrang, welcher das innere Marklager an seinem inneren Rande verlässt, bildet mit dem gleichen Faserstrange der entgegengesetzten Hirnhälfte eine commissurenartige Verbindung (co) der beiden inneren Marklager.

Auch das Ganglion des einfachen Auges, deren die Biene 3 auf dem Hirnscheitel aufsitzende besitzt, habe ich einer Untersuchung unterzogen. Die Nervenfasern, welche zu denselben ziehen, konnte ich an Sagittalschnitten von unten kommen und an der hinteren Fläche des Gehirns zu denselben hingehen sehen. Vor dem peripheren Ende derselben in den Sehstäben finde ich in den Verlauf derselben eine Menge von Ganglienzellen (Fig. 26), worunter viele die Spindelform zeigen, eingeschaltet. Die Grösse derselben ist eine sehr verschiedene. Einige dieser Ganglienzellen (g) übertreffen die des Rindenbeleges nicht unbeträchtlich an Grösse. Diese Schichte von Ganglienzellen bildet mit den dazu

gehörigen Sehstäben (Fig. 26, ss) die Retina des einfachen Auges. Es ist dies gewiss die einfachste Form einer Retina, die man sich überhaupt vorstellen kann.

Da der von Dietl¹ abgebildete Schnitt durch den pilzhutförmigen Körper der Biene denselben nicht günstig genug trifft, um den Bau desselben darzustellen, erlaube ich mir eine Abbildung eines Sagittalschnittes durch denselben (Fig. 27) beizufügen. Auf den ersten Blick fällt, wenn man denselben mit den bisher besprochenen gleichartigen Gebilden vergleicht, die bedeutende Complication, die der Bau desselben durch die Einlagerung der die, vom ringförmigen Körper (rk) Rabl-Rückhard's gebildete, Mulde füllenden zelligen Gebilde erfährt, auf.

Einmal gelang es mir an einem Horizontalschnitte durch das Gehirn der Biene, dasselbe im Zusammenhange mit dem unteren Schlundganglion und an letzterem noch ein Stück der Längscommissur, welche das letztere Gebilde mit dem übrigen Bauchstrange verbindet, zu erhalten. Es ergab derselbe interessante Aufschlüsse über die Verlaufsweise der Fasern der oben genannten Längscommissur im unteren Schlundganglion. In letzterem sieht man eine Menge querverlaufender Fasern. Ich konnte nun jederseits von den Fasern der Längscommissur einzelne in querverlaufende Fasern übergehen sehen, ferner beobachtete ich auch, dass von querverlaufenden Fasern einzelne nach vorn umbiegen und durch die Schlundcommissur zum Gehirn ziehen. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass im unteren Schlundganglion eine theilweise Kreuzung, und dieser Theil ist kein unbeträchtlicher, der aus dem Bauchstrange kommenden Fasern stattfindet. Den grösseren Theil von Fasern konnte ich auf derselben Hälfte des unteren Schlundganglions bleibend zum Gehirn ziehen sehen. Der grosse Reichtum an Quercommissuren, den, wie ich erwähnte, Leydig als charakteristisch für das untere Schlundganglion anführt, wird zum anderen Theile durch diesen Umstand erklärlich.

Von Lepidopteren untersuchte ich den Kohlweissling (*Pieris Brassicae*), den Weidenbohrer (*Cossus ligniperda*) und den Taubenschwanz (*Macroglossa Stellatarum*).

Im Baue des Augenganglions zeigen dieselben keine vollständige Uebereinstimmung mit einander. Was die Lage der

¹) l. c. Tafel XXXVI. Fig. 5.

Retina zum übrigen Augenganglion betrifft, sieht man bei *Pieris* an einem Frontalschnitte (Fig. 28) ein Verhältniss, welches als eine Uebergangsform zwischen dem bei der Biene und dem bei der Fliege, der ersteren näher stehend, bezeichnet werden kann. Die Contouren des ganglionären Theiles der Retina und des Rindenbeleges erscheinen wie gegen einander verschoben, so dass die Ganglienzellenschichte (gs) schon innerhalb der Begrenzungslinie des Rindenbeleges (rg) fällt. Die Retina erscheint hier mithin wie im Begriffe vorgeschoben zu werden. Beim Weidenbohrer hingegen ist die Retina, wie bei den Dipteren, durch einen, wenn auch kurzen, Nerven vom übrigen Augenganglion abgetrennt. In der Anzahl und der Aufeinanderfolge der Schichten der Retina stimmen die Lepidopteren mit den früher besprochenen Insecten überein. Beim Kohlweissling besteht die Nervenbündelschichte (nbs) ebenso, wie bei der Biene und der Fliege, aus kurzen, dicht aneinander gelagerten Fasern, während beim Weidenbohrer aus der Körnerschichte die Fasern, in grössere Bündel zusammengefasst, nach aussen ziehen, die sich dann mehrfach dendritisch theilen. Der Bau der Retina des Taubenschwanzes stimmt mit dem des Kohlweisslings überein. Für bemerkenswert halte ich ferner noch den Umstand, dass sämtliche Schichten der Retina des Kohlweisslings, die Moleculärschichte ausgenommen, ein schwarzes Pigment enthalten. Auch in der äusseren Kreuzung (ak) findet sich noch dasselbe. Die beiden anderen Lepidopteren besitzen ein solches blos in den zwei äusseren Schichten der Retina.

Die übrigen Theile des Augenganglions wiederholen dieselbe Aufeinanderfolge von Gebilden, die von den früheren Beschreibungen des Augenganglions bekannt sind. Von aussen nach innen trifft man die äussere Kreuzung (ak), das keilförmige Ganglion (kg) und das aus einer Reihe concentrischer Schichten bestehende äussere Marklager (am), an dessen Innenfläche eine in zwei Reihen angeordnete Ganglienzellenschichte (zs) sich befindet. Hierauf trifft man die innere Kreuzung (ik) und das innere Marklager, welches durch einen Faserstrang in zwei Theile gespalten erscheint.

Auch bei den Lepidopteren konnte ich jederseits einen pilzhutförmigen Körper erkennen. Nahe der oberen nach hinten gelegenen Oberfläche des Gehirns bemerkt man jederseits eine Ansammlung von Marksubstanz (Fig. 29, mks), welche von einer dünnen Lage des kleinzelligen Rindenbeleges bedeckt ist. In diese Ansammlung von Marksubstanz sendet ein Stiel von Nerven-

fasern (g st) strahlenförmig seine Fasern. Derselbe zieht vom obigen Gebilde, das dem pilzhutförmigen Körper entspricht, nach abwärts und theilt sich, schon nahe dem unteren Rindenbelege des Gehirns, in einen inneren und einen äusseren Stiel. Der letztere verläuft nach unten und vorn und endet nach aussen von der Antennenanschwellung, leicht kolbig angeschwollen. Die inneren Stiele begeben sich unterhalb des fächerförmigen Gebildes, wo sie sich mit ihren abgerundeten Enden in der Medianebene berühren, ebenso wie es auch beim Schwimmkäfer und der Fliege beobachtet wurde.

Der Basaltheil (wg) des fächerförmigen Gebildes hat hier ebenfalls die Form eines Ringes. An Frontalschnitten sah ich aus dem fächerförmigen Gebilde (fg) ein Bündel von Nervenfasern (fp) zum pilzhutförmigen Körper (pk) ziehen, was zur Bekräftigung meiner diesbezüglichen Beobachtungen bei der Fliege dienen mag. Die Antennenanschwellung ist hier ebenfalls bedeutend entwickelt und enthält rundliche Ballen von Markssubstanz.

Bei einer Anzahl von Orthopteren, der Laubheuschrecke (*Locusta viridissima*), der Feldgrille (*Gryllus campestris*) und der Schnarrheuschrecke (*Acridium stridulans*) beobachtete ich, was den Bau des Augenganglions betrifft, eine eigenthümliche Abweichung von den übrigen Insecten. Schon bei äusserer Betrachtung desselben ergibt sich, dass bei diesen Thieren das Augenganglion durch einen Nerven von dem übrigen Gehirne abgetrennt ist. Es entspricht dies jedoch weder der Form, welche ich bei den Käfern beschrieb, wo das ganze Augenganglion vom Gehirne losgetrennt ist, noch auch einer blossen Verschiebung der Retina durch einen Stiel, wie es bei den Dipteren der Fall ist. Man kann vielmehr an einem Frontalschnitte durch das Gehirn und das Augenganglion von *Locusta* (Fig. 30) sich davon überzeugen, dass hier die Retina mitsammt dem äusseren Marklager (am) vom übrigen Gehirne losgetrennt ist, mit welchem letzteren das innere Marklager (im) jedoch verbunden bleibt.

Die Retina besteht hier wieder aus den uns von früher her bekannten 5 Schichten. (An dem abgebildeten Präparate ist die Sehstabschichte abgerissen.) Die Nervenbündelschichte (nbs) besitzt dieselben Eigenschaften, wie bei der Fliege und der Biene. Die nächsten drei Schichten, die Körner- (ks), die Moleculär- (ms) und die Ganglienzellenschichte (gs), gehen, ebenso, wie bei der Biene dies beobachtet wurde, in den Rindenbeleg des Augen-

ganglions (rg) über. Nach innen von der Retina sieht man die äussere Kreuzung (ak), das keilförmige Ganglion (kg) und das äussere Marklager (am). Aus dem letzteren und dem demselben benachbarten Rindenbelege entspringen die Fasern für den Sehnerven (no). Dieselben kreuzen sich in diesem Nerven, die innere Kreuzung der früher besprochenen Insecten darstellend, und ziehen zum inneren Marklager (im).

Ich gelange nun zur Besprechung des Gehirns und der Retina der Crustaceen.

Verschiedenheiten im Baue des Augenganglions, welche im Vergleiche zu den bisher beschriebenen, von wesentlicherer Natur sind, trifft man bei *Artemia salina*, einem in salzhaltigen Binnenseen und in Salinen lebenden Phyllopoden. Ueber den Bau des Augenganglions der Phyllopoden¹⁾ und der mit denselben verwandten Cladoceren²⁾ liegen Untersuchungen von Claus vor. Derselbe unterscheidet, nach Beobachtungen an mittelst Nadeln isolirten Präparaten, an dem ganglionären Theile der Retina zwei von einander getrennte Abschnitte, welche eine periphere Ganglienzellenlage und im Innern desselben, ausser dem aus granulärer Substanz bestehenden Kerne, noch Ganglienzellen, sowie durchstrahlende Faserzüge erkennen lassen. Vom ganglionären Theile der Retina gehen Bündel von Nervenfasern durch einen venösen Sinus zu den Sehstäben. Ich habe zur Erläuterung der beiliegenden Abbildung (Fig. 31) eines Frontalsechnittes durch das Augenganglion und das Gehirn von *Artemia* nur wenig noch hinzuzufügen, nämlich, dass die nach aussen vom granulären Kerne (ms), den ich Moleculärschichte nenne, gelegene Schichte (ks) aus Kernen besteht, während die nach innen von demselben liegende (gs) nebst Kernen deutliche Ganglienzellen, von denen die meisten spindelförmige bipolare zu sein scheinen, erkennen lässt. Mithin enthält hier die Retina in gleicher Anordnung dieselben Schichten wie bei den Insecten.

Von den übrigen Bestandtheilen des Augenganglions der Insecten, den beiden Kreuzungen von Nervenfasern und den beiden Marklagern, lässt sich hier nicht einmal eine Andeutung wahrnehmen. Die aus der Retina hervorgehenden Nervenfasern lassen sich, wie dies auch Claus bei *Daphnia similis* beobachtete, bis

¹⁾ Zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung von *Branchipus stagnalis* und *Apus cancriformis*. Abhdlgn. d. k. Ges. d. W. zu Göttingen. 1864.

²⁾ Zur Kenntniss der Organisation und des feineren Baues der Daphniden und verwandter Cladoceren. Zeitsch. f. w. Zool. XXVII. Bd. pag. 372.

in Ganglienzellen des Rindenbeleges (rg) des Augenganglions, welche die Fortsetzung desjenigen des Gehirns (rh) ist, verfolgen. Einzelne Fasern entspringen aus einer im Innern des Augenganglions liegenden Reihe von Ganglienzellen (a). In der Mitte des Gehirns sieht man den Querschnitt eines medianen Commissurensystemes (Cc), das wohl mit dem fächerförmigen Gebilde der Insecten und mit einem ähnlichen, von Claus¹⁾ bei den Cladoceren näher beschriebenen Gebilde zu vergleichen ist. In demselben finde ich an dem abgebildeten Schnitte deutliche Kerne und einige, wie es scheint, zellige Gebilde. Eine grössere Menge deutlicher Ganglienzellen hat Claus²⁾ in dem analogen Gebilde bei den Cladoceren beobachtet.

Da keinerlei Mittheilungen über das Gehirn der Seeheuschrecke (*Squilla Mantis*) vorhanden sind, will ich eine kurze Beschreibung der äusseren Form desselben der histologischen Untersuchung voraussenden. Die obere Fläche desselben ist eben, während an seiner Unterseite Anschwellungen vorhanden sind. Es entspringen aus demselben folgende Nervenpaare: 1. An der unteren Fläche nahe dem vorderen Rande zwei dünne Nerven zum Frontalorgane (Fig. 3, nfo). 2. Nach aussen von letzteren die Sehnerven (no), welche zu dem im Augenstiele gelegenen Augenganglion (go) ziehen. 3. Die Nerven zu den inneren Antennen (nai) entspringen aus an der Basis des Gehirns gelegenen Anschwellungen, welche in der Medianebene sich berühren. 4. Nach hinten von letzteren entspringen, nach rückwärts ziehend, die Nerven der äusseren Antennen (naa). Ausser diesen Nerven entspringen noch einige zarte Faserbündel, welche die Muskeln der Antennen versorgen. Aus dem hinteren Ende des Gehirns gehen die langen Schlundcommissuren (sc) hervor.

Ueber den Bau des Augenganglions von *Squilla* gibt ein Sagittalschnitt durch dasselbe (Fig. 32) Aufschluss. Von der Schichte der Sehstäbe (ss) ausgehend, welche, wie bei den Dek-

¹⁾ l. c. pag. 376.

²⁾ Wenn neuerdings Spangenberg in einem als vorläufige Mittheilung publicirten Aufsätze „Bemerkungen zur Anatomie der *Limnadia Hermannii*.“ Zeitschr. f. w. Zool. 1878, pag. 483, Claus die Angabe eines selbstständigen Bläschens im Gehirn von *Daphnia magna* zuschreibt und dieselbe als Täuschung darstellt, so handelt es sich um einen derben Flüchtigkeitsverstoß von Seiten Spangenberg's, da Claus in der citirten Stelle die Ganglienkerne des Gehirns beschreibt und das fragliche Gebilde, „welches am lebenden Thiere den Eindruck eines Bläschens mache“, in Wahrheit auf eine Anzahl dicht aneinander liegender Ganglienzellen und auf einen der paarigen Ganglienkerne zurückführt.

poden, eine Querstreifung zeigen. trifft man zunächst wieder die Nervenbündelschichte (nbs). Die Fasern der letzteren Schichte sind in grössere Bündel zusammengefasst, welche auf dem Wege zur Sehtabschichte sich in feinere Aeste theilen. Auch eine Anzahl grösserer Gefässe (gf) kann man in dieser Schichte wahrnehmen. Die Körnerschichte (ks) weist dieselben Kerne auf, wie sie im Bindegewebe der höheren Crustaceen sich finden. Dieselbe bildet, ebenso wie die zwei zunächst nach innen folgenden Schichten, die Moleculär- (ms) und die Ganglienzellenschichte (gs), bloss einen schmalen Streifen. Das Aussehen dieser Schichten wird sehr modificirt durch die Einlagerung von Gefässen und bindegewebigen Lamellen.

Während bei den Insecten die Retina meist die Form eines Kugelsegmentes, also nur eines geringen Theiles einer Kugeloberfläche, besitzt, bildet dieselbe hier, ebenso wie bei den von mir untersuchten Dekapoden, mehr als die Hälfte einer Kugeloberfläche. (An dem abgebildeten Präparate ist die Retina nicht in ihrem vollen Umfange vorhanden.) Diesem Umstande scheint es zu entsprechen, dass die Augen bei diesen Thieren durch bewegliche Stiele vorgeschoben sind. Dadurch sind diese Thiere in die Lage versetzt eine bessere Ausnützung der grossen Netzhautoberfläche zu erzielen.

Die Nervenfasern, welche die Retina verlassen haben, sieht man hier ebenfalls sich durchkreuzen (ak). Nachdem dies geschehen ist, zieht der äussere Theil der Fasern zu dem ihm zunächst gelegenen Rindenbelege des Augenganglions (rg, der mittlere Theil durch das hier, was seine Grösse anbelangt, unbedeutend entwickelte keilförmige Ganglion (kg) in das äussere Marklager (am), theils direct in das letztere Gebilde. Am inneren Ende desselben liegt eine aus Ganglienzellen und Kernen bestehende Schichte (zs). Hierauf folgt die innere Kreuzung (ik), welche von denjenigen Nervenfasern, welche zum inneren Marklager (im) ziehen, gebildet wird. Bisher findet man den Bau des Augenganglions mit den bisher beschriebenen (*Artemia* ausgenommen) übereinstimmend. Centralwärts vom inneren Marklager ist hier jedoch noch ein Gebilde (G) vorhanden, für welches ich nichts Analoges im Augenganglion der Insecten fand. An der Peripherie desselben findet man ebenfalls einen Rindenbeleg von Ganglienzellen. Das, was ich über den sehr complicirten Bau desselben enträthseln konnte, lässt sich in Folgendem kurz zusammenfassen. Ein Theil der aus dem inneren Marklager kommenden Fasern

zieht zum Rindenbelege desselben, der grössere Theil jedoch durchzieht dieses Gebilde und gelangt zu dem Sehnerven (no), welcher letztere Nerv ebenfalls aus dem Rindenbelege dieses Gebildes Fasern aufnimmt. Der Bau des Augenganglions der von mir untersuchten Dekapoden, *Astacus fluviatilis*, *Nephrops norvegicus* und *Palinurus Locusta* stimmt in allen wesentlichen Punkten mit der obigen Beschreibung überein.

Im Baue des Gehirns zeigt *Squilla* ebenfalls viel Uebereinstimmendes mit dem der Dekapoden, von welchen namentlich das von *Astacus* genauer untersucht wurde. Man findet hier die nervösen Centren nicht in Form eines continuirlichen Ueberzuges des Gehirns, sondern es sind dieselben in einzelne, periphere, mit einander nicht zusammenhängende Lager angeordnet. Eine Ansammlung grösserer Ganglienzellen findet man zwischen den beiden Sehnerven (Fig. 33 und 34, vg), welches an der unteren Fläche des Gehirns bis zu den Anschwellungen für die Nerven der inneren Antennen reicht. Ein zweites Ganglienzellenlager liegt zwischen den beiden Schlundcommissuren (Fig. 33, hg), welches ebenfalls an der unteren Fläche eine grössere Ausdehnung in der Richtung nach vorn besitzt. Eine kleinere Ansammlung von Ganglienzellen liegt zwischen dem äusseren Antennennerven und der Schlundcommissur (Fig. 33, m).

Nach hinten und aussen findet man jederseits ein zwischen den Nerven für die äusseren und denen für die inneren Antennen liegendes Gebilde, welches im Wesentlichen mit dem von Dietl beim Flusskrebs als pilzhutförmigen Körper beschriebenen übereinstimmt. Dietl findet beim Flusskrebs zwei Marklager, zwischen welche ein aus kleinen Ganglienzellen bestehendes Ganglion eingeschoben ist. Er vergleicht das Ganglion mit dem aus Nervenzellen bestehenden Apparate des pilzhutförmigen Körpers der Insecten, die Marklager mit den gleichartigen Gebilden derselben. Von den Sehnerven konnte er, wie ich schon oben erwähnte, ein Bündel von Nervenfasern, das mit dem der anderen Seite eine Art Chiasma, in welchem eine theilweise Kreuzung stattfindet, bildet, in den pilzhutförmigen Körper ziehen sehen. Ueber den Ursprung dieses Bündels im letztgenannten Gebilde spricht Dietl¹⁾ folgende Ansicht aus: „Nach dem Totaleindrucke will mir scheinen, dass die Fasern ursprünglich in dem Kernlager entspringen, dann in das Mark eintauchen, sich neuerdings sammeln, um als vereintes Bündel weiter zu ziehen.“

¹⁾ l. c. p. 511.

Bei *Squilla* beobachte ich ebenfalls zwei Lager von Marksubstanz (Fig. 33, mla und mli), zwischen welche, an der hinteren Seite derselben, ein aus kleinen Ganglienzellen bestehendes Ganglion (zl) eingeschoben ist. Die Peripherie der Marklager bildet eine mit Carmin sich färbende Rinde, in welcher ich mit Hartnack's System Nr. 8, sowohl deutliche Ganglienzellen als auch Elemente, welche ich bloß als Kern bezeichnen kann, auf finden konnte. Nach aussen von der die Marklager umgebenden Rinde findet man jene zarte bindegewebige Membran, welche die innerste Hülle des centralen Nervensystems bildet. Dieselbe sendet eine Anzahl bindegewebiger breiter Septa bis in die Marklager hinein. Nach meinem Dafürhalten sind die beiden Marklager mit ihrer gangliösen Rinde dem pilzhutförmigen Körper der Insecten gleichzusetzen, während das Ganglienzellenlager, welches zwischen dieselben eingeschoben ist, als ein Gebilde *sui generis* aufzufassen ist. Auch hier konnte ich einen Stiel (gst) von Nervenfasern in den pilzhutförmigen Körper hinein verfolgen. Ueber die Verlaufsweise der Fasern des letzteren konnte ich Folgendes wahrnehmen. Ein Theil derselben (a) zieht zu dem Ganglienzellenlager, in welchem ich einzelne Fasern in Ganglienzellen eintreten sehen konnte. Ausserdem lassen sich Fasern wahrnehmen, welche bogenförmig sowohl zum inneren Marklager (b), als auch zum äusseren Marklager (c) sich begeben, wo sie sich in die Marksubstanz auflösen. Aus dem Zellenlager konnte ich Fasern entspringen sehen, welche im Bogen nach aussen in das äussere Marklager ziehen, sowie auch andere in das innere Marklager sich begebende. Ferner sind auch solche Fasern nicht zu verkennen, welche brückenförmig über den zum Zellenlager verlaufenden Theil des Stieles hinwegziehen und sich von einem Marklager in das andere verfolgen lassen, und so eine commissurenartige (cp) Verbindung zwischen den beiden Marklagern darstellen.

An den aus dem Sehganglion kommenden Fasern (fälschlich Sehnerv genannt) lassen sich folgende Verlaufsrichtungen unterscheiden. Einen Theil derselben konnte ich aus Zellen des vorderen Ganglienzellenlagers entspringen sehen, doch glaube ich, dass dies bloß ein sehr geringer Theil derselben ist. Ein Bündel von Nervenfasern konnte ich nach rückwärts und innen ziehen sehen (Fig. 34, Cho), wo es mit einem auf ähnliche Weise verlaufenden Nervenbündel der anderen Seite in der Medianebene zusammentrifft. An dem nächstfolgenden Schnitte konnte ich aus

derselben Stelle der Medianebene ein Bündel von Nervenfasern in einem nach vorn convexen Bogen (wie es auch Fig. 33 darstellt) nach hinten und aussen in den pilzhutförmigen Körper, den Stiel desselben bildend, ziehen sehen. Auch die Semidecussation in diesem Chiasma konnte ich mehrmals beobachten, so dass ich für *Squilla* die Beobachtungen Dietl's am Flusskrebsgehirne bestätigen kann. Einmal konnte ich aus dem Stiele des pilzhutförmigen Körpers ein dünnes Bündel von Nervenfasern in einem Bogen nach rückwärts ziehen sehen, woraus ich schliesse, dass nicht sämtliche Fasern dieses Stieles der Augenanschwellung entstammen. Einen dritten Theil von Fasern des Sehnerven sah ich mehrmals in der Richtung zur Schlundcommissur ziehen; jedoch gelang es mir nie, diese Fasern bis in letztere hinein zu verfolgen. Ein anderer Theil der Sehnervenfasern vereinigt sich mit dem diesbezüglichen Theile der anderen Hirnhälfte und bildet auf diese Weise eine Commissur (Fig. 34, co), welche die beiden Augenganglien mit einander verbindet. Es liegt diese Commissur, einen nach vorn concaven Bogen bildend, unmittelbar vor den das Chiasma bildenden Fasern.

Von ganz besonderem Interesse scheint mir die Thatsache zu sein, dass ein Theil von Fasern des Stieles des pilzhutförmigen Körpers in den der anderen Hirnhälfte angehörigen Stiel übergeht. Diese Commissur zwischen den beiden Stielen konnte ich jedoch bei *Squilla* bloß einmal beobachten.

Einzelne Fasern, welche von der Schlundcommissur kommen, ziehen, so viel ich beobachten konnte, nahe dem zwischen den beiden Schlundcommissuren liegenden Ganglion, auf die andere Hirnhälfte hinüber und kreuzen sich mit denen der anderen Seite.

Von den beiden Nerven für die äusseren und für die inneren Antennen will ich bloß erwähnen, dass jeder derselben aus einem Lager von Marksubstanz entspringt. Dasjenige der äusseren Antennennerven liegt nach innen und hinten vom pilzhutförmigen Körper, das der inneren Antennennerven bildet die Anschwellung, aus welchem dieselben hervorgehen.

Schon oben erwähnte ich, dass das Augenganglion des Flusskrebses (*Astacus fluviatilis*) in seinem Baue mit dem zuletzt beschriebenen übereinstimme. Ich halte es jedoch nicht für unwichtig, auch den feineren Bau der Retina, für dessen Studium dieses Thier ein sehr geeignetes Object bietet, einer genaueren Besprechung zu unterziehen.

Wenn man die Fasern, welche die äussere Kreuzung (Fig. 35,

ak¹⁾ bilden, nach aussen verfolgt, so sieht man dieselben als einen breiten, aus parallel verlaufenden, nahe aneinander geordneten Nerven bestehenden Faserzug in die Ganglienzellenschichte (gs) eintreten. Sie durchsetzen dieselbe, ebenso wie die Moleculärschichte (ms) und ordnen sich erst in dem äusseren Theile der Körnerschichte (ksa¹⁾ zu Bündeln, welche zu den Nervenbündeln, welche die nächstfolgende Schichte bilden, ziehen. In der Ganglienzellenschichte (gs) finden sich meist multipolare Ganglienzellen, welche zerstreut in derselben liegen. Aus einer Ganglienzelle (a) konnte ich zwei Nervenfasern entspringen sehen, welche die Moleculärschichte durchziehen und bis in die Körnerschichte sich verfolgen lassen. Die Körnerschichte erscheint in eine innere Abtheilung (ksi¹⁾, in welcher die Kerne dicht aneinander gedrängt liegen und eine äussere (ksa), wo dieselben in geringerer Menge angehäuft sind, geschieden. Die Kerne dieser Schichte, sowie auch der Ganglienzellenschichte stimmen, wie ich schon bei *Squilla* erwähnte, mit den gleichen Gebilden des Bindegewebes vollkommen überein. Eine Anzahl grösserer Gefässe (gf) findet sich namentlich in der Ganglienzellen- und der Körnerschichte; die Moleculärschichte scheint derselben überhaupt fast vollkommen zu entbehren. Die Körner- und die Ganglienzellenschichte sieht man von einer Menge bindegewebiger Lamellen durchzogen, deren Verlauf sich meist mit dem der sie durchziehenden Nervenfasern rechtwinkelig kreuzt. Die Bündel der Nervenbündelschichte sind hier von einem diffus angeordneten schwarzen Pigmente umgeben, das bei *Squilla* nicht vorhanden ist.

Der Bau des Gehirns von *Astacus* stimmt im Wesentlichen mit dem von *Squilla* überein. Von den aus dem Augensiele zum Gehirn ziehenden Nervenfasern sah ich einen Theil, wie dies auch Dietl¹⁾ vermuthungsweise ausspricht, aus dem vorderen Ganglion entspringen. Von einem zweiten Theile dieser Fasern konnte ich beobachten, dass er in der oben beschriebenen Weise den Stiel des pilzhutförmigen Körpers bildet. Ferner nahm ich auch solche Fasern wahr, welche mit Nervenfasern der anderen Hirnhälfte eine bogenförmige Commissur zwischen den beiden Augenganglien bilden. Einmal konnte ich auch hier ein Bündel von Nervenfasern nach rückwärts in der Richtung der Schlundcommissur ziehend verfolgen.

Von dem Vorhandensein einer die beiden Stiele der pilzhutförmigen Körper mit einander verbindenden Commissur (Fig. 36,

¹⁾ l. c. pag. 510.

Cst) konnte ich mich hier mehrmals, und zwar noch viel deutlicher als bei *Squilla* überzeugen. Es liegt dieselbe schon nahe der unteren Fläche des Gehirns und bildet einen nach vorn convexen Bogen. Die Menge der Fasern, welche sich aus einem Stiele in den anderen verfolgen lässt, ist keine unbeträchtliche. Bemerken muss ich jedoch, dass in der breiten Commissur, wie sie das abgebildete Präparat darstellt, auch Elemente enthalten sind, welche mit den Stielen nicht in Beziehung zu stehen scheinen.

Meine bei *Squilla* ausgesprochene Ansicht, dass die beiden Marklager mit ihrer Rinde dem pilzhutförmigen Körper der Insecten gleichzusetzen sind, halte ich auch für *Astacus* aufrecht. Wohl lassen hier die Elemente, welche die die Marklager (Fig. 36 und 37, ml) umgebende Rinde enthalten, nicht die Eigenschaften von Ganglienzellen erkennen. Allein ich glaube, dass dieser negative Befund nicht beweiskräftig ist gegen die positiven Befunde bei *Squilla* und einem später zu besprechenden Dekapoden. Was die Endigungsweise der Fasern des Stieles betrifft, so muss ich Dietl beipflichten. Es vertheilt sich derselbe bloß in die beiden Marklager, welche auch von den zwischen dieselben eingeschobenen, nach auswärts liegenden Lagern (zl) kleiner Ganglienzellen Fasern empfangen und ebenso auch von einem zweiten aus gleichen Elementen bestehenden Gebilde, welches zwischen dem Stiele und dem vorderen Marklager liegt. Fasern, welche von einem Marklager in das andere ziehen, konnte ich hier nicht mit genügender Sicherheit ermitteln. Von dem nach aussen liegenden Zellenlager (Fig. 37, zl) sieht man ein Bündel von Nervenfasern (a) entspringen, welches zwischen den beiden Marklagern durch und dann in einem Bogen eine Strecke weit nach rückwärts zieht. An einem andern Präparate konnte ich ein solches zwischen den beiden Marklagern hervorkommendes Bündel, das ebenfalls bogenförmig nach rückwärts sich begibt, bis zur Schlundcommissur verfolgen.

Der Unterschied, der in der Vertheilungsweise des Stieles bei *Squilla*, wo er dem Zellenlager Fasern zusendet und bei *Astacus*, wo dies nicht der Fall ist, besteht, mag vielleicht nur ein scheinbarer sein. Ich sah nämlich, wie ich schon oben mittheilte, bei ersterem Thiere aus dem Stiele ein Faserbündel nach rückwärts ziehen. Es scheint mir sehr wahrscheinlich zu sein, dass bei *Squilla* die zum Zellenlager von der Schlundcommissur kommenden Fasern, welche sich zum Stiele begeben, mit den aus letzterem zum Zellenlager ziehenden Fasern identisch sind.

Erwähnen muss ich noch einer Eigenthümlichkeit, welche

einzelne Ganglienzellen besitzen, welche in dem zwischen den beiden Sehnerven gelegenen Ganglion sich finden. Das Protoplasma sowohl als auch die Fortsätze desselben (Fig. 38) erweisen sich bei Untersuchung mit Hartnack's Immersionssystem Nr. 15 erfüllt von einem körnigen schwarzen Pigmente, welches an der Peripherie des Protoplasmas in grösserer Menge als im Innern desselben vorhanden ist.

Ich gehe nun zur Besprechung des Gehirns der Languste (*Palinurus*) über. Ausser einer Beschreibung desselben von Milne Edwards¹⁾ liegt eine histologische Bearbeitung dieses Gehirns durch Ofsjannikof²⁾ vor. Das Gehirn hat eine von den früher besprochenen Crustaceen abweichende Form, enthält jedoch nur in veränderter Lage dieselben Gebilde. Im Sagittalschnitte erscheint dasselbe dreieckig, so dass es eine vordere verticale, eine untere horizontale und eine hintere geneigte Fläche besitzt. Nach der Beschreibung Ofsjannikof's entspringen folgende Nervenpaare aus demselben:

1. Die Nerven zu den seitlichen Stirnfortsätzen. Damit sind wahrscheinlich die Nerven zu den Frontalorganen (Fig. 4 und 5, *nfo*) gemeint.

2. Die Sehnerven (*no*), welche an dem vorderen oberen Rande entspringen. Zwischen beiden liegt eine Ansammlung von Ganglienzellen.

3. Die Nerven für die Muskeln des Augensteiles (*nervus oculomotorius*) entspringen unterhalb der Sehnerven (Fig. 4, *noc*).

4. Die Nerven zu den inneren Antennen (*nai*) treten an dem vorderen unteren Rande des Gehirns aus demselben hervor. Zwischen beiden finden sich einige grosse Ganglienzellen.

5. Die Nerven zu den äusseren Antennen (*naa*) entspringen an den Seitenflächen des Gehirns.

6. Nerven zur oberen Kopfhaut, welche auch Muskeläste enthalten. Die letzteren muss ich der Zahl nach als überwiegend erklären. Ich bezeichne dieselben sammt einem unteren Bündel von Nerven nach der Endigungsweise der grösseren Mehrzahl ihrer Fasern als Nerven für die äusseren Antennen. Ausserdem halte ich

7. ein Nervenpaar (Fig. 5, *nmi*), welches oberhalb der Nerven für die inneren Antennen entspringt und die Muskeln der letzteren versorgt, für erwähnenswerth. An dem hinteren Ende des Gehirns

¹⁾ Annales d. sc. natur. tome XIV. 1825.

²⁾ Ueber die feinere Structur des Kopfganglions bei den Krebsen. Mémoires de l'Acad. imp. d. sc. d. St. Petersburg. VII. Serie.

sieht man die paarige Schlundcommissur (Fig. 4, sc) entspringen, zwischen deren beiden Nervenbündeln ebenfalls eine Anhäufung von Ganglienzellen zu finden ist.

Bezüglich der Nerven zu den inneren Antennen möchte ich mir die Bemerkung erlauben, dass dieselben von einigen Autoren als *nervi acustici* bezeichnet werden mit Rücksicht auf das im Basaltheile der inneren Antennen befindliche Gehörorgan. Zu letzterem zieht jedoch, soviel ich mich überzeugen konnte, blos ein dünnes Bündel, das sich vom Nerven der inneren Antennen abzweigt, während der Hauptstamm desselben zu dem Sinnesorgane der inneren Antennen weiterzieht. Mithin sieht man, dass der Nerv für die inneren Antennen Nervenfasern für zwei verschiedene Sinnesorgane enthält.

Ich will hier ebenfalls mit der Besprechung der aus dem Sehganglion, dessen Richtung, wie die Abbildung (Fig. 5) zeigt, mit der des Sehnerven einen Winkel bildet, kommenden Fasern beginnen. Auch hier konnte ich mich aus der Betrachtung einer Reihe aufeinander folgender Schnitte davon überzeugen, dass ein Bündel derselben, nach hinten und unten ziehend, mit dem der anderen Hirnhälfte in der Medianebene zusammentrifft. Hier bilden dieselben ein Chiasma mit Semidecussation und treten dann in den pilzhutförmigen Körper ein. Während derselbe bei *Squilla* und *Astacus* gewissermassen einen Anhang des Gehirns darstellt, hat er hier eine beträchtliche räumliche Entwicklung erreicht. Die beiden Theile desselben, welche ich bei *Squilla* als einen inneren und einen äusseren unterschied, findet man hier, ebenso wie die zwischen dieselben eingeschobenen Ganglienzellenlager, als mehr selbständige Gebilde. Die inneren pilzhutförmigen Körper (Fig. 39, ipk), welche die kleineren sind, liegen in der hinteren Hirnhälfte und wenden ihre elliptischen Oberflächen gegen einander. Die äusseren pilzhutförmigen Körper (apk), welche die grösseren Gebilde vorstellen, haben eine mehr kugelige Oberfläche und ragen mehr in die vordere Hirnhälfte hinein. Zur vorderen äusseren Oberfläche der letzteren treten die Fasern des Nerven der äusseren Antennen heran, biegen hier um und verlaufen an der Oberfläche, eine weitere Hülle¹⁾ um sie bildend, weiter. Die pilzhutförmigen Körper sind überzogen von einer dünnen bindegewebigen Membran, welche eine Anzahl von

¹⁾ Ofsjannikof bildet in seiner der oben citirten Arbeit beigelegten Tafel die äusseren pilzhutförmigen Körper ab, hält dieselben jedoch für den elliptischen Querschnitt der äusseren Antennennerven.

Scheidewänden in das Innere derselben sendet. Die Rinde dieser Gebilde, welche sich mit Carminammoniak intensiv färbt, enthält, mit dem Immersionssystem Nr. 15 untersucht, ungemein kleine Ganglienzellen, von welchen ich in der Richtung nach innen ziehende Fortsätze abgehen sah. Diese Ganglienzellen besitzen einen verhältnissmässig grossen Kern, welcher nur von einer geringen Menge eines körnigen Protoplasmas umgeben ist. Ausserdem finden sich hier noch Gebilde, welche ich bloß als Kerne bezeichnen kann. In der nach innen von der Rinde gelegenen Marksubstanz lösen sich die in die pilzhutförmigen Körper eintretenden Stiele auf. Ausserdem ziehen in die Marklager Fasern aus den Ganglienzellenlagern, von welchen eines (Fig. 39, z1) nach oben und vorn zwischen den äusseren und den inneren pilzhutförmigen Körpern eingeschoben erscheint, während ein zweites solches ebenfalls zwischen beiden nach hinten und unten liegt. Dieselben bestehen aus ähnlichen kleinen Ganglienzellen, wie bei *Astacus* und *Squilla*. Auch Fasern, welche den äusseren und den inneren pilzhutförmigen Körper mit einander commissurenartig verbinden (Fig. 39, cp), konnte ich hier wahrnehmen.

Bevor die Stiele in die pilzhutförmigen Körper eintreten, erfahren dieselben durch das Hinzutreten von Nervenfasern, welche aus kleinen Ganglienzellenlagern entspringen, eine Vermehrung ihrer Elemente. An einem parallel mit der hinteren Fläche geführten Schnitte (Fig. 40) durch das Gehirn, sieht man nach vorn von den Stielen (gst) diese beiden Ganglienzellenlager (gl). Dieselben sind durch querverlaufende Fasern mit einander verbunden. Ausser diesen Fasern entspringt aus jedem dieser Ganglien ein Faserbündel (a), welches mit dem der anderen Seite sich kreuzt und zu dem Stiele der entgegengesetzten Hirnhälfte zieht, mit welchem es sich vereinigt.

Leider war ich nicht in der Lage mir in genügender Menge das Materiale zu verschaffen, um die bei diesem Thiere so ungemein interessanten Verhältnisse des Hirnbaues, welche über die Bedeutung der pilzhutförmigen Körper einigermaßen Aufschluss zu geben versprechen, weiter zu verfolgen.

Erwähnen muss ich noch einiger Beobachtungen über den intracerebralen Verlauf der inneren Antennennerven. Ich konnte einen Theil derselben mit dem diesbezüglichen Theile der anderen Hirnhälfte sich nahe der Hirnbasis kreuzen sehen. Hierauf ziehen diese Fasern nach aufwärts und treten in das zwischen den beiden Sehnerven gelegene Ganglion, in dessen Zellen sie entspringen.

Ein Theil dieses Nerven begibt sich ungekreuzt zu demselben Ganglienzellenlager

Noch muss ich hier über die histologische Beschaffenheit der Marksubstanz Dietl's Einiges nachtragen. Am geeignetsten scheint in der That zur Untersuchung derselben die Behandlung mit Ueberosmiumsäure zu sein. Was die Moleculärschichte der Retina und die beiden Marklager des Augenganglions betrifft, so scheint es mir wohl zweifellos zu sein, dass hier die Marksubstanz aus einer Anhäufung einer ungemein feinen körnigen Masse bestehe. In den Stielen der pilzhutförmigen Körper besteht dieselbe, wie dies auch Dietl beobachtete, aus feinen parallel neben einander angeordneten Axencylindern. In der Antennenanschwellung des Schwimkäfers hatte es den Anschein, als würden sich hier die Fasern durchflechten, bei der Untersuchung der Antennenanschwellung und der Marklager der pilzhutförmigen Körper der Fliege, sowie auch des letzteren Gebildes vom Flusskrebs, erhielt ich den Eindruck, als würde thatsächlich ein Netz vorhanden sein. Die Thatsache kann wohl nicht geleugnet werden, dass die Fasern der Stiele sich im Marklager mehrfach theilen; ob jedoch diese feinsten Fasern ein Netz bilden oder ob sie sich bloß durchflechten, bin ich nicht in der Lage gewesen, entscheiden zu können.

Rückblick und Schlussfolgerungen.

Es sei mir noch gestattet, die wichtigsten Resultate dieser Arbeit zu recapituliren und die Schlüsse, die man aus denselben zu ziehen berechtigt ist, zu besprechen.

Was meine Resultate über den Bau des Augenganglions betrifft, so lassen sich dieselben in Folgendem zusammenfassen: Das Augenganglion der Arthropoden besteht aus zwei Theilen, von welchen der eine in directer untrennbarer Beziehung zu dem Facettenauge steht und mit der Sehstabschichte desselben zusammen die Retina des Facettenauges bildet, während der andere Theil sich mehr an das Gehirn anschliesst, als ein integrierender Bestandtheil des Gehirns im engeren Sinne des Wortes aufzufassen ist.

Die Retina habe ich bei allen von mir untersuchten Arthropoden aus 5 Schichten bestehend gefunden, welche, von aussen nach innen gezählt, folgende sind:

1. Die Sehstabschichte. Dieselbe ist von der nächstfol-

genden Schichte durch eine von den dieselbe durchsetzenden Nervenfasern siebförmig durchbrochene Membran getrennt. Dieselbe ist die Fortsetzung der matrix chitinogena. Von den älteren Autoren wurde diese Membran Sclerotica genannt.

2. Die Nervenbündelschichte. Unter allen Schichten der Retina zeigte sie bei verschiedenen Thieren die bedeutendsten Verschiedenheiten in ihrem Baue. Bei der Fliege, der Biene, den Heuschrecken und beim Kohlweissling besteht sie aus kurzen dicht aneinander gereihten Nervenfasern, bei den Dekapoden, Squilla und bei den Coleopteren aus dicken Bündeln derselben, welche, zur Sehstabschichte zu, mehrfach dendritisch sich theilen. Bei der Libellenlarve haben die Bündel den längsten Verlauf; an einigen derselben konnte ich, unmittelbar vor ihrem Uebergange in die Sehstabschichte, eine Theilung wahrnehmen. Bei *Artemia* verlaufen die Bündel ungetheilt.

3. Die Körnerschichte. In derselben finden sich Kerne, welche einen grobkörnigen Inhalt enthalten. Fortsätze konnte ich an denselben nicht wahrnehmen. Von der vorhergehenden Schichte ist sie durch eine, ebenfalls von durchziehenden Nervenfasern siebförmig durchbohrte, Membran getrennt, welche die Fortsetzung des das Gehirn umhüllenden Neurilemms oder der dasselbe ververtretenden Tracheenblase vorstellt.

4. Die Moleculärschichte. Sie enthält eine feinkörnige Substanz, welche, ebenso wie die gleichnamigen Schichten der Wirbelthierretina, ihrem Verhalten gegen Ueberosmiumsäure gemäss, der Marksubstanz Dietl's angehört.

5. Die Ganglienzellenschichte. Nebst Kernen konnte ich in derselben bei den meisten der von mir untersuchten Thiere Ganglienzellen finden.

Die 3 inneren Schichten der Retina fasse ich unter dem Namen „der ganglionäre Theil der Retina“ zusammen. Bei der Libellenlarve zeigt die Retina die Eigenthümlichkeit, dass an ihrem inneren nach oben gelegenen Rande die Moleculärschichte allmählig dünner wird und zuletzt verschwindet, so dass die Körner- und die Ganglienzellenschichte mit einander verschmelzen.

So übereinstimmend, was den allgemeinen Typus betrifft, sich die Verhältnisse an der Retina zeigten, so verschieden von einander erscheinen die Typen, die ich über den Bau des Gehirnantheiles des Augenganglions aufstellen muss.

Den einfacheren Typus sieht man bei *Artemia*. Hier treten die aus der Retina kommenden Fasern direct zum Rindenbelege des Augenganglions, in welchem sie entspringen.

Viel complicirtere Verhältnisse zeigen die höheren Arthropoden. Die Nervenfasern, welche die Ganglienzellenschichte verlassen haben, durchkreuzen sich vollständig (äussere Kreuzung). Die nach aussen gelegenen Fasern gehen dann zum Rindenbelege, die inneren durchziehen ein keilförmiges Ganglion und treten in das äussere Marklager ein, welches einen Antheil von Fasern auch direct erhält. An der inneren Fläche des äusseren Marklagers liegt eine Schichte von Ganglienzellen. Die aus dem äusseren Marklager kommenden Fasern durchkreuzen sich abermals (innere Kreuzung) und treten in das innere Marklager ein, aus welchem sie zum Hirnstocke (primäre Anschwellung Leydig's) gelangen. Beide inneren Marklager sehen wir durch eine Fasercommissur mit einander verbunden.

Von ganz besonderem Interesse erscheint das Verhältniss der Retina zum Rindenbelege bei der Biene. Hier sieht man den Rindenbeleg des Gehirns, den des Augenganglions und den ganglionären Theil der Retina direct in einander übergehen. Die letzteren zwei Gebilde habe ich auch bei anderen Arthropoden in einander übergehen gesehen. Ich kann dies nicht als ein Spiel des Zufalls auffassen, glaube vielmehr, dass diese Thatsache ad oculos demonstrirt, dass der ganglionäre Theil der Retina nichts anderes als ein in seinem Baue modificirter Theil des Rindenbeleges sei. Während der ganglionäre Theil der Retina sowohl dadurch, als auch durch den Umstand, dass die das Gehirn umgebende Membran nur denselben auch dort, wo die Retina vorgeschoben ist, mit einer Hülle umgibt, eine innige Zusammengehörigkeit mit dem Gehirne documentirt, ist dies für den anderen Theil der Retina nicht der Fall. Es sind nämlich nach den Untersuchungen Grenacher's¹⁾, soweit ich einer vorläufigen Mittheilung desselben entnehmen kann, die Sehstäbe als Cuticulargebilde aufzufassen. Die Verhältnisse sind bekanntlich bei der Retina der Wirbelthiere insoferne verschieden, als hier, soweit die Entwicklungsgeschichte darüber Aufklärungen gibt, dieselbe in toto aus dem primären Hirnbläschen sich entwickelt und als ein vorgeschobener Theil der Hirnrinde aufgefasst wird.

¹⁾ Untersuchungen über das Arthropodenauge. Klin. Monatsbl. für Augenheilkunde. XV. Jahrg.

Beim Kohlweissling fand ich eine erste leise Andeutung einer Lostrennung der Retina vom Gehirne. Vollständig abgetrennt erschien dieselbe bei der Libellenlarve, dem Weidenbohrer und den von mir untersuchten Dipteren.

Gewiss muss es sehr überraschen, dass ganze Theile des Gehirnantheiles des Augenganglions, ja bei einigen Arthropoden sogar das ganze Augenganglion, vom übrigen Hirnstocke durch einen Nerven abgetrennt wird. Diese Thatsache ist insoferne von grosser Bedeutung, als sie die Lostrennung eines Projectionscentrums vom Gehirn vorstellt. Der makroskopische „Sehnerv“ liegt bei den Heuschrecken zwischen dem äusseren und dem inneren Marklager und dem Hirnstocke. Bei *Squilla*, *Astacus* und *Palaemon* findet sich ausserdem noch ein Theil in die Augenanschwellung vorgeschoben, für den ich bei den Insecten kein analoges Gebilde anzuführen weiss.

Da blos bei den Dipteren und dem Weidenbohrer ein dem nervus opticus der Wirbelthiere entsprechender Nerv vorhanden ist, erlaube ich mir vorzuschlagen, den bisher auch bei den übrigen Arthropoden für nicht demselben entsprechende Gebilde gebrachten Namen in dem angeführten Sinne zu beschränken. Den Nerven, der das ganze Augenganglion vom Hirnstocke trennt, nenne ich Stiel des Augenganglions und den zwischen dem äusseren und dem inneren Marklager befindlichen Nerven zum Unterschiede vom vorigen Stiel im Augenganglion.

Noch muss ich hervorheben, dass es stets eine gewisse Richtung ist, in der man die obigen Gebilde des Augenganglions, namentlich die Kreuzungen, beobachtet. Meist waren es Frontalschnitte, dort, wo das Gehirn eine veränderte Lage einnimmt, ist auch dem entsprechend die Schnittrichtung, in der ich sie fand, verändert, so dass für die Ebene, in welche die Kreuzungen fallen, eine gewisse Gesetzmässigkeit nicht zu verkennen ist.

Was der ungemein complicirte Faserverlauf im Augenganglion bezweckt, darüber bin ich nicht in der Lage, eine nur einigermassen berechnete Hypothese aufzustellen. Es mag vielleicht darin das Bestreben liegen, recht viel Sehnervenfasern dem Rindenbelege zuzuführen.

Noch muss ich hier rechtfertigen, aus welchem Grunde ich die oben angeführten Schichten als Retina bezeichne. Es ist dies

der Umstand, dass diese Schichten, welche mit denen der Wirbelthierretina sehr viel Aehnlichkeit aufweisen, stets innig mit dem lichtpercipirenden Apparate, den Sehstäben, verbunden bleiben, während die übrigen Bestandtheile des Augenganglions von demselben durch Nerven abgetrennt sein können.

Dasjenige, was ich als Retina auffasse, steht nicht im Einklange mit dem, was Max Schultze¹⁾ bei der Schmeissfliege als solche erklärt. Diejenigen, welche, wie Letzterer, der hauptsächlich von Leydig's²⁾ vertretenen Ansicht huldigten, dass in jedem Einzelauge ein Bild entstehe, und dass diese tausende von Bildern im Facettenauge, ebenso wie unsere zwei Netzhautbilder, zu einem Bilde vereinigt werden, sahen sich genöthigt, innerhalb jedes Einzelauges nach dem Vorhandensein einer Retina zu suchen. Grenacher³⁾ spricht sich über die vermeintliche Retina Max Schultze's folgendermassen aus: „Bei der Schmeissfliege haben die Stäbe etwas modificirte (etwas verdickte und schwächer lichtbrechende) Enden, mit denen sie zwischen die ihnen vorliegenden Krystallkegel eindringen. Diese Enden hat, meiner Ansicht nach, Max Schultze für ein Büschel feinsten Nervenfibrillen gehalten.“ Meine Darstellung einer für sämtliche Einzelaugen einer Facette gemeinsamen Retina stimmt vielmehr mit der alten Ansicht von Johannes Müller⁴⁾ überein, dass jeder Sehstab bloß einen Localeindruck empfangt. Am besten kann man sich das Facettenauge versinnlichen, wenn man sich vorstellt, dass z. B. an einem Molluskenauge (mit Ausschluss der Cephalopoden) jedes Sehstäbchen seine eigenen lichtbrechenden Medien erhalte.

Ungemein einfach erscheint im Vergleiche mit der Retina des Facettenauges die des einfachen Auges der Biene. Hier findet man, dass die Sehnerven, bevor sie zu den Sehstäben gelangen, durch eine Lage von Ganglienzellen hindurchtreten. Aehnliche Resultate ergaben die Untersuchungen von Claus bei den Cladoceren und den Phyllopoden. Es erinnert dies lebhaft an den einfachen Ganglienapparat, mit dem das Tast- und das Antennenorgan bei den Arthropoden in Verbindung steht.

Bei der Untersuchung des unteren Schlundganglions ergab sich, dass von den vom Bauchstrange kommenden Längscommissur-Fasern ein Theil sich in diesem

¹⁾ Die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insecten. Bonn 1868.

²⁾ Das Auge der Gliederthiere. Tübingen 1864.

³⁾ l. c. pag. 22.

⁴⁾ Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Leipzig 1826.

Ganglion kreuzt und durch die Schlundcommissur in die entgegengesetzte Hirnhälfte zieht, während ein anderer Theil ungekreuzt in's Gehirn gelangt. Es ist jedoch die Möglichkeit nicht auszuschliessen, dass die Kreuzung dieser Fasern eine totale ist, indem einerseits die Bauchstrangsganglien einen Ort für dieselben vorstellen können, in welchen ich bei der Libellenlarve Faserkreuzungen fand, andererseits aber auch im Gehirne, nach meinen Beobachtungen bei der Libellenlarve und Squilla, ein kleiner Theil der Fasern der Schlundcommissur sich kreuzt.

Das aus dem unteren Schlundganglion der Biene entspringende Nervenpaar, welches hauptsächlich die Kauwerkzeuge versorgt, findet seinen Ursprung blos zum kleineren Theile in dem Rindenbelege desselben. Der grössere Theil der Fasern desselben geht, theilweise gekreuzt, zum oberen Schlundganglion. Mithin sieht man, dass die vielen Quercommissuren, welche Leydig bei der Untersuchung des unteren Schlundganglions auffielen, zum Theile durch Kreuzungen von aus dem Bauchstrange kommenden Fasern, zum anderen Theile durch Kreuzungen von Fasern eines aus diesem Ganglion hervortretenden Nervenpaares, welche zum Gehirn ziehen, verursacht werden.

Vom oberen Schlundganglion (Gehirn) wurde nachgewiesen, dass dasselbe bei den Insecten einen aus Ganglienzellen bestehenden Rindenbeleg besitzt, der manchmal (Libellenlarve, Schwimmkäfer) an einem Theile der Unterseite fehlte, einmal (Fliege), wo die Antennenanschwellung sehr bedeutend entwickelt ist, einen Theil derselben nicht vollständig überzieht. Bei einer Raupe (*Smerinthus Tiliae*) fiel mir die unverkennbare Aehnlichkeit des oberen Schlundganglions mit einem Bauchstrangsganglion auf. Es sah aus, als würde die Basis desselben nach aufwärts sehen. Bei den höheren Crustaceen sind die Ganglienzellen in einzelne periphere, mit einander nicht zusammenhängende, Lager angeordnet. In dem Rindenbelege entspringen die peripheren Nerven, so ein Theil der zur Retina verlaufenden Fasern. Das Gleiche gilt in Betreff des Ursprungs für einen Theil der Antennenfasern und für einen Theil der Fasern der Schlundcommissur (Schwimmkäfer).

Das fächerförmige Gebilde wurde bei allen von mir untersuchten Insecten gefunden, bei den höheren Crustaceen vermisste ich ein analoges Gebilde. Ich machte bei Gelegenheit der Besprechung dieses Gebildes beim Schwimmkäfer darauf aufmerk-

sam, dass die Fasern aus den in dasselbe eintretenden Bündeln sehr verschiedene Richtungen in demselben einschlagen, mithin die aus demselben entspringenden Faserbündel (eines sah ich einigemale zum pilzhutförmigen Körper ziehen) wahrscheinlich aus Fasern, die von verschiedenen eintretenden Bündeln stammen, bestehen.

Central gelegene Ganglien habe ich mit Ausnahme der colossalen Zellen von *Musca* nur noch im Augenganglion beobachtet. In dem medianen Commissurensystem des Cladocerenhirns finden sich nach Claus ebenfalls centrale Ganglien.

Von den Fasern des Antennennerven ist hervorzuheben, dass ein Theil derselben sich mit dem der anderen Seite kreuzend in die andere Hirnhälfte eintritt. Ich erinnere an die diesbezügliche Beobachtung bei *Musca*. Die Kreuzung von Fasern der inneren Antennen, wie ich sie bei *Palinurus* beobachtet, kann hier mit Rücksicht auf den Umstand, dass dieser Nerv auch das Gehörorgan versorgt, nicht in Betracht kommen. Bekanntlich hat Leydig nachzuweisen versucht, dass das Antennenorgan den Geruchssinn vermittele. Er bezeichnete demnach auch den Antennennerven als *nervus olfactorius*. Die Kreuzung von Antennenfasern erscheint unter solchen Verhältnissen von grossem Interesse mit Bezug auf eine Ansicht, welche dieselbe Thatsache für einzelne Fasern des Geruchsnerven bei den Säugethieren behauptet. Meynert¹⁾ lässt nämlich einen Theil von Olfactoriusfasern sich in der commissura anterior kreuzen.

Das bedeutendste Interesse nimmt für sich der pilzhutförmige Körper in Anspruch. Bei der Libellenlarve entspringt aus einem Abschnitte des Rindenbeleges, der mit Carmin sich stärker als der übrige Rindenbeleg färbte, aus viel kleineren Zellen als derselbe besteht, ein Stiel von Nervenfasern, zu dem ein zweiter (innerer) Stiel sich hinzugesellt, der ebenfalls aus einem Theile des Rindenbeleges, der sich aber vom übrigen Rindenbelege in nichts unterscheidet, entspringt. Wahrscheinlich sind diese Theile des Rindenbeleges den pilzhutförmigen Körpern homolog. Beim Schwimmkäfer entspringen beide Stiele aus Theilen des Rindenbeleges, welche sich durch dieselben Merkmale, die der Ursprungsstätte des äusseren Stieles der Libellenlarve, auszeichnet. Bei der Fliege und den Schmetterlingen ist blos ein pilzhutförmiger Körper vorhanden. Derselbe besteht aus Marksubstanz, welche

¹⁾ Beiträge zur Kenntniss der centralen Projection der Sinnesoberflächen. Sitzb. d. Wien. Ak. d. W. 1869.

von dem kleinzelligen Rindenbelege überzogen ist. Viel complicirter ist der Bau des pilzhutförmigen Körpers der Biene durch das Vorhandensein derjenigen Zellen, welche die Mulde (Dietl) bilden. Vergleicht man diese Thatsachen mit einander, so scheint die Annahme gerechtfertigt, dass der pilzhutförmige Körper ein in seinem Baue modificirter Theil des Rindenbeleges ist. Man muss demnach den pilzhutförmigen Körper und den ganglionären Theil der Retina als verschiedene Modificationen eines und desselben Gebildes auffassen.

Bei den höheren Crustaceen lassen sich in den pilzhutförmigen Körpern zwei Marklager, ein äusseres und ein inneres, unterscheiden. Dieselben sind von einer Rinde umgeben, welche sich mit Carmin stärker als die Marksubstanz färbt. In dieser konnte ich bei *Squilla* und *Palaemon* Ganglienzellen nachweisen. Zwischen die beiden Marklager sind Ansammlungen von kleinen Ganglienzellen eingeschoben. Die bedeutendste räumliche Entwicklung beobachtete ich bei *Palaemon*, wo die pilzhutförmigen Körper und die zwischen dieselben eingeschobenen Ganglienzellenlager als selbständige Gebilde erscheinen.

Es wurde erwähnt, dass in den pilzhutförmigen Körper ein Stiel eintritt, welcher aus dem Augenganglion stammende Fasern enthält. Diese aus dem letztgenannten Gebilde kommenden Fasern bilden ein Chiasma, das man natürlich nicht mit dem der Sehnerven bei den Vertebraten vergleichen kann.

Ich konnte beobachten, dass aus den oben erwähnten Ganglienzellenlagern Fasern in die Marksubstanz des pilzhutförmigen Körpers sich auflösen. Ueber die Bedeutung dieser Ganglienzellenlager bin ich nicht in der Lage näheren Aufschluss geben zu können mit Ausnahme dessen, was ich bei *Astacus* wahrnehmen konnte, wo aus dem nach aussen gelegenen Ganglienzellenlager ein Faserbündel schleifenförmig zur Schlundcommissur zieht.

So viel lässt sich jedoch mit Gewissheit behaupten, dass die pilzhutförmigen Körper, soweit ich dieselben untersuchte, aus Ganglienzellenlagern und aus dem Augenganglion Fasern empfangen, mithin aus Gebilden, welche ein Projectionscentrum vorstellen.

Ich glaube mich daher zu der Hypothese berechtigt, dass die pilzhutförmigen Körper ein Projectionscentrum erster Ordnung im Sinne Meynert's vorstellen.

Die Stiele der pilzhutförmigen Körper, ferner die Fasern,

welche aus den Ganglienzellenlagern in die Marksubstanz der pilzhutförmigen Körper ausstrahlen, muss ich demnach als Stabkranzfasern bezeichnen. Die aus dem Augenganglion kommenden Fasern erinnern an die aus dem thalamus opticus der Wirbelthiere in die Grosshirnrinde ausstrahlenden Faserzüge.

Die Fasern, welche den äusseren und den inneren pilzhutförmigen Körper mit einander verbinden, wie ich sie bei Squilla und Palaemon beobachten konnte, könnte man demnach als Associationssysteme auffassen.

Der Gehirnantheil des Augenganglions sowie die Ganglienzellenlager, aus welchen die pilzförmigen Körper Nervenfasern erhalten, wären als Projectionscentra zweiter Ordnung im Sinne Meynert's anzusehen.

Allein ich muss wiederholen, dass dies blos eine Hypothese ist, die aufzustellen ich mich für berechtigt halte. Ueber die Haltbarkeit derselben kann erst eine genauere Untersuchung dieser Gebilde entscheiden.

Wien, Mitte April 1878.

Erklärung der Abbildungen.

Beim Zeichnen der Präparate wurde ein Hartnack'sches Mikroskop verwendet. Es wurden fast durchwegs bei Anfertigung der Zeichnungen auch stärkere als die bei den einzelnen angeführten Vergrößerungssysteme zu Hilfe genommen.

Durchgehends angewandte Bezeichnungen:

- aa Antennenanschwellung.
- ak Aeussere Kreuzung.
- am Aeusseres Marklager.
- apk Aeusserer pilzhutförmiger Körper.
- ast Aeusserer Stiel.
- bd Bindegewebe.
- bk Blutkörperchen.
- ca Commissur zwischen den Antennenanschwellungen.
- co Commissur zwischen den Augenanschwellungen.
- fg Fächerförmiges Gebilde (medianes Commissurensystem Leydig's).
- go Augenganglion.
- gs Ganglienzellschichte der Retina.
- gst Gemeinsamer Stiel.
- ik Innere Kreuzung.
- im Inneres Marklager.
- ipk Innerer pilzhutförmiger Körper.
- ist Innerer Stiel.
- k Krystallkegel.
- kg Keilförmiges Ganglion.
- ks Körnerschichte der Retina.
- ms Moleculärschichte der Retina.
- naa Aeusserer Antennennerv.
- nai Innerer Antennennerv.
- nbs Nervenbündelschichte der Retina.
- nfo Nerv zum Frontalorgan.
- ngf Wurzel des ganglion frontale.
- nma Nerv für die Muskeln der äusseren Antennen.
- nmd Aus dem unteren Schlundganglion entspringender Nerv
- nmi Nerv für die Muskeln der inneren Antennen.
- no Sehnerv.
- noc Nerv für die Augenmuskeln.
- rg Rindenbeleg des Augenganglions.
- rh Rindenbeleg des Gehirns.
- rp Rinde des pilzhutförmigen Körpers.
- ru Rindenbeleg des unteren Schlundganglions.
- sc Schlundcommissur.
- ss Sehstabschichte der Retina.
- tr Tracheen.

us Unteres Schlundganglion.

wg Ringförmiger Basaltheil des fächerförmigen Gebildes.

zs Ganglienzellschichte an der Innenfläche des äusseren Marklagers.

Fig 1. Gehirn der Libellenlarve von oben gesehen. Oc. 3. Obj. 4.

nn Unpaarer Schlundmagennerv. Das untere Schlundganglion ist an diesem Präparate nicht in seiner natürlichen Lage.

Fig. 2. Gehirn von *Musca vomitoria* von der rückwärtigen Fläche gesehen. Oc. 3. Obj. 5.

r. Retina.

Fig. 3. Gehirn von *Squilla Mantis* von der unteren Fläche gesehen. Schwache Lupenvergrößerung.

Fig. 4. Gehirn von *Palinurus Locusta* von der rückwärtigen Seite. $1\frac{1}{2}$ Mal vergrößert.

Fig. 5. Gehirn von *Palinurus Locusta* von der vorderen Fläche gesehen. $1\frac{1}{2}$ Mal vergr.

Fig. 6. Sagittalschnitt durch eine seitliche Gegend des Gehirns der Libellenlarve. Oc. 3. Obj. 5.

Fig. 7. Frontalschnitt durch das Gehirn und das Augenganglion der Libellenlarve. Oc. 3. Obj. 5.

nm Median gelegenes Nervenpaar.

z Zapfenartiges Gebilde.

zl Theil des Rindenbeleges, der mit Nervenfasern beider Marklager in Beziehung steht.

Fig. 8. Horizontalschnitt durch das Gehirn der Libellenlarve, aus der oberen Hälfte desselben. Oc. 3. Obj. 5.

Ch Median gelegene Kreuzung von Nervenfasern.

Fig. 9. Vorderer Theil eines Horizontalschnittes durch das Gehirn der Libellenlarve. Oc. 3. Obj. 5.

Fig. 10. Frontalschnitt durch den rückwärtigsten Theil des Gehirns der Libellenlarve. Oc. 3. Obj. 5

nm wie Fig. 7.

g Ansammlung von Ganglienzellen.

Fig. 11. Sagittalschnitt durch die Mitte des Gehirns der Libellenlarve. Oc. 3. Obj. 5.

Fig. 12. Gebilde, welche in der Nähe des Gehirns der Libellenlarve sich häufig fanden. Oc. 3. Obj. 8.

d Körniger Inhalt derselben.

n Kern.

Fig. 13. Sagittalschnitt durch das Gehirn von *Dytiscus marginalis*. Oc. 3. Obj. 8.

np Paariger Schlundmagennerv.

Fig. 14. Frontalschnitt durch das Gehirn und das Augenganglion von *Cetonia aurata*. Oc. 3. Obj. 5.

Fig. 15. Horizontalschnitt durch das Augenganglion von *Dytiscus marginalis*. Oc. 3. Obj. 5.

f Schichte der Nervenbündelschichte, welche nicht von Neurilemen überzogen wird.

Fig. 16. Histologische Elemente der Retina von *Dytiscus marginalis*. Oc. 4. Obj. 8.

- a Kerne aus der Körnerschichte.
- b Ganglienzellen aus der Ganglienzellenschichte.
- c Kern aus der Ganglienzellenschichte.

Fig. 17. Zellen aus dem pilzhutförmigen Körper von *Dytiscus marginalis*. Oc. 4. Obj. 8.

Fig. 18. Schnitt in der Richtung xy (Fig. 23) durch das Gehirn von *Dytiscus marginalis*. Oc. 3. Obj. 5.

- fa Fasern, die aus der Antennenanschwellung zum fächerförmigen Gebilde ziehen.

Fig. 19. Horizontalschnitt durch das fächerförmige Gebilde von *Dytiscus marginalis*. Oc. 3. Obj. 8.

Fig. 20. Sagittalschnitt durch das Gehirn von *Musca vomitoria*. Oc. 3. Obj. 8.

- fz Fasern aus der Antennenschwellung zum Rindenbelege.
- lu Fasern aus der Längscommissur zum unteren Schlundganglion.
- lc Fasern aus der Längscommissur zum Gehirn.
- ng Fasern aus dem unteren Schlundganglion zum Gehirn.

Fig. 21. Horizontalschnitt durch das Gehirn und das Augenganglion von *Musca vomitoria*. Oc. 3. Obj. 8. Es mussten zur Anfertigung dieser Abbildung 2 Präparate verwendet werden.

- cz Colossale Ganglienzellen.
- cha Kreuzung eines Theiles von Antennenfasern.
- ksr Theil der Körnerschichte, welcher in das Innere der Moleculärschichte vorgeschoben scheint.

Fig. 22. Fast horizontaler Schnitt durch das Gehirn von *Musca vomitoria*. Oc. 3. Obj. 8.

Fig. 23. Schnitt in der Richtung pq (Fig. 20) durch das Gehirn von *Musca vomitoria*. Oc. 4. Obj. 8.

Fig. 24. Schnitt in der Richtung xy (Fig. 20) durch das Gehirn von *Musca vomitoria*. Oc. 3. Obj. 8.

- a Fasern des Nerven für die Kauwerkzeuge, die sich zu Ganglienzellen begeben;
- b solche, die sich kreuzen;
- c Fasern desselben Nerven ungekreuzt in's Gehirn ziehend.

Fig. 25. Horizontalschnitt durch das Gehirn und das Augenganglion von *Apis mellifica*. Oc. 3. Obj. 5.

Fig. 26. Sagittalschnitt durch das einfache Auge und dessen Ganglion von *Apis mellifica*. Oc. 3. Obj. 8.

Fig. 27. Sagittalschnitt durch den inneren pilzhutförmigen Körper von *Apis mellifica*. Oc. 3. Obj. 8.

- rk Ringförmige Körper Rabl-Rückhard's.
- me Zellen, welche die von letzterem gebildete Mulde erfüllen.

Fig. 28. Frontalschnitt durch das Augenganglion von *Pieris Brassicae*. Oc. 4. Obj. 5.

Fig. 29. Frontalschnitt durch das Gehirn von *Pieris Brassicae*. Oc. 4, Obj. 5.
fp Fasern aus dem fächerförmigen Gebilde zum pilzhutförmigen Körper.

Fig. 30. Frontalschnitt durch das Gehirn und das Augenganglion von *Locusta viridissima*. Oc. 3, Obj. 5.

Fig. 31. Frontalschnitt durch das Gehirn und das Augenganglion von *Artemia salina*. Oc. 3, Obj. 8.

Cz Median gelegenes Commissurensystem.

Fig. 32. Sagittalschnitt durch das Augenganglion von *Squilla Mantis*. Oc. 3, Obj. 4.

Fig. 33. Horizontalschnitt durch das Gehirn von *Squilla Mantis*. Oc. 3, Obj. 5.
mla und mli. Äusseres und inneres Marklager des pilzhutförmigen Körpers.

a Fasern aus dem Stiele in das äussere Marklager.

b Fasern aus demselben in das innere Marklager.

c Fasern aus demselben in das Zellenlager (zl).

cp Fasern von einem Marklager in das andere.

Fig. 34. Vorderer Theil eines Horizontalschnittes durch das Gehirn von *Squilla Mantis*. Oc. 3, Obj. 5.

Fig. 35. Querschnitt durch die Retina (die Sehstabschichte fehlt) von *Astacus fluviatilis*. Oc. 3, Obj. 8.

Fig. 36. Horizontalschnitt durch das Gehirn von *Astacus fluviatilis* aus der Nähe der unteren Fläche desselben. Oc. 3, Obj. 4.

Cst Commissur zwischen den Stielen des pilzhutförmigen Körpers.

Fig. 37. Horizontalschnitt durch den pilzhutförmigen Körper von *Astacus fluviatilis*. Oc. 3, Obj. 5.

a Faserbündel, welches aus dem Zellenlager zl entspringt und in der Richtung zur Schlundcommissur zieht.

Fig. 38. Pigmentirte Ganglienzellen aus dem vorderen Ganglienzellenlager von *Astacus fluviatilis*. Oc. 2, Obj. Imm. 15.

Fig. 39. Frontalschnitt durch die rückwärtige Hälfte des Gehirns von *Palinurus Locusta*. Oc. 3, Obj. 4.

cp Fasern aus dem äusseren in den inneren pilzhutförmigen Körper.

Fig. 40. Frontalschnitt, nahe der Vorderfläche, durch das Gehirn von *Palinurus Locusta*. Oc. 3, Obj. 4.

Die Figuren 7, 14, 25, 28, 30, 32, 36, 38, 39, 40 sind das künstlerische Werk des Dr. J. Heitzmann in Wien, die übrigen wurden vom Verfasser angefertigt.

Ueber *Charybdea marsupialis*.

Von

Dr. C. Claus.

Mit 5 Tafeln.

Die Thatsachen, welche seither über Bau und Organisation der *Charybdeiden* ermittelt worden sind, dürften an sich hinlänglich ausreichen, um nicht nur die ganz besondere Stellung dieser merkwürdigen Medusen im *Acalephensystem* darzuthun, sondern auch den Wunsch zu rechtfertigen, durch eine genauere Untersuchung die auffallenden Abweichungen vom Baue der *Acalephen* verstehen zu lernen. Indessen schon die Beschaffung des erforderlichen Untersuchungsmateriales ist mit grosser Schwierigkeit verbunden, und nur selten gelingt es dem an der Meeresküste weilenden Forscher ein Exemplar dieser schönen Quallen lebend zu erhalten, welches er schliesslich eher geneigt ist, als seltenes Stück seiner Sammlung aufzubewahren, als einer eingehenderen Untersuchung zu opfern. So erklärt sich denn auch das Lückenhafte und Unbefriedigende unserer seitherigen Kenntnisse von dem innern Baue der *Charybdea*, über welchen so durchaus entgegengesetzte Angaben, wie die *Gegenbaur's* und *Fr. Müller's* Decennien lang ohne Prüfung und Ausgleichung bleiben konnten.

Ich selbst habe in meinen jüngst veröffentlichten Studien ¹⁾ über Polypen und Quallen der *Adria* dem Organismus der *Charybdeiden* Rechnung zu tragen mich bemüht, und so weit dies nach einem kleinen nur oberflächlich zu untersuchenden Exemplare von *Charybdea* aus der *Adria* unter Benützung der vielfach sich widersprechenden Angaben der beiden oben genannten Forscher möglich war, das Verhältniss der *Charybdeiden* zu den Schirm-

¹⁾ Denkschriften der k. Akademie der Wissenschaften. Tom. XXXVIII, Mathem. naturw. Classe 1877.

qualen festzustellen versucht. Inzwischen bot sich mir durch Vermittlung der zoologischen Station in Neapel die erwünschte Gelegenheit, mehrere grosse schön erhaltene Exemplare der mediterranen *Charybdea* zu zergliedern und auch auf den feinen Bau näher zu untersuchen, so dass ich nunmehr in der Lage bin, meine früher mehr in den Grenzen der Wahrscheinlichkeit gehaltene Deutung ausser Zweifel zu stellen. Uebrigens wurde dieselbe durch den Befund in allen wesentlichen Punkten bestätigt, und es gereicht mir zur Genugthuung, alles das, was ich aus theoretischen Gründen als nothwendig abgeleitet und an Gegenbaur's¹⁾ Angaben über *Charybdea* corrigirt habe, als richtig und zutreffend bestätigt zu finden. Durch die mehrfachen und wesentlichen, wohl aus dem unzureichenden Untersuchungsmaterial entsprungenen Unrichtigkeiten, welche an Gegenbaur's Darstellung haften, erklären sich in erster Linie die vermeintlich so bedeutenden Differenzen von *Charybdea* und *Tamoya*.²⁾ In Wahrheit bleiben zwischen beiden Gattungen nur so geringfügige Unterschiede, dass die Gründe einer generischen Trennung für dieselben hinwegfallen. Sicher gilt dies für *Tamoya haplonema*, welche unzweifelhaft eine *Charybdea* ist, während allerdings für *Tamoya quadrumana* mit Rücksicht auf die eigenthümlichen fingerförmigen Fortsätze im Glockengrunde die Aufrechterhaltung einer besonderen Gattung befürwortet werden könnte.

I. Form und Körperbau.

Die äussere Körpergestalt der mediterranen *Charybdea* dürfte nach den bisherigen Beschreibungen ziemlich kenntlich zur Darstellung gebracht sein: insbesondere hat Milne Edwards³⁾, so sehr dieser Forscher auch den inneren Bau verkannte, eine im Allgemeinen zutreffende Abbildung von derselben gegeben. Der hohe glockenförmige Leib, von ziemlich fester wasserheller Beschaffenheit seiner Gallertsubstanz und an der Oberfläche durch

¹⁾ C. Gegenbaur, Versuch eines Systems der Medusen. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Tom. VIII, 1857, pag. 214—217.

²⁾ Fritz Müller, Zwei neue Quallen von St. Catharina (Brasilien). Abhandlungen der naturf. Gesellschaft zu Halle 1859. Derselbe, Ueber die system. Stellung der Charybdeiden Archiv für Naturgeschichte 1861.

Vergleiche auch Semper's Bemerkungen über Charybdeiden der Philippinen. Reisebericht, Zeitschrift für wiss. Zoologie. Tom. XIII und XIV.

³⁾ Milne Edwards, Observations sur la structure de la Méduse marsupiale du Charybdée marsupiale de Péron et Lesueur. Annales des sciences nat. vol. XXVIII. Taf. 11 und 12, 1833.

zahlreiche rundliche Flecken, wulstförmige Anhäufungen von Cnido-blasten, gelblich getüpfelt, erweist sich aber bei genauerer Betrachtung in allen Fällen etwas asymmetrisch, indem eine Seitenfläche, wenn oft auch nur wenig merklich, schmaler und niedriger ist. Diese mehr oder minder ausgesprochene Asymmetrie erinnert an die freilich viel auffallender asymmetrische Gestalt der parasitischen *Mnestra*, welche mit ihrem Mundstile am Leibe von *Phyllirhoë* fest sitzt, und steht vielleicht auch in unserem Fall im Zusammenhang mit einer wenn auch nur gelegentlichen Fixation der *Charybdea* an Tangen und Meerespflanzen, zu welcher die scheibenartig verbreiterte Fläche der Mundarme besonders geeignet erscheint. In der That lebt die *Charybdea* nicht als pelagische Meduse an der Oberfläche, sondern in der Tiefe am Meeresgrund.

Von den mir vorliegenden Exemplaren erreicht das grösste bei einer Glockenhöhe von 36 Mm. einen Durchmesser von 25 Mm., ohne dass hiermit die Maximalgrenze der Körpergrösse erreicht wäre. Wahrscheinlich dürfte diese, wie ich aus der noch unreifen Beschaffenheit der Geschlechtsproducte schliesse, eine noch viel bedeutendere sein.

Die äussere Gestalt stimmt mit der allerdings viel grösseren *Ch. haplonema* so auffallend überein, dass man auf jene die von Fritz Müller gegebene Beschreibung fast ohne Weiteres übertragen könnte. Auch bei der mediterranen Art (Fig. 1 u. 2) erscheint der Scheitel verhältnissmässig breit und flach, während die Wand der 4seitigen Glocke fast senkrecht abfällt. Durch 8 ziemlich seichte Längsfurchen (Fig. 3, 4, SF) wird die äussere Glockenfläche in ebenso viele Längswülste getheilt, in vier breite, minder erhabene an den Seitenflächen und in ebenso viel stärker gewölbte, die Kanten umziehende Wülste, welche wiederum durch je eine tiefe Längsfurche an Stelle der Kante (Fig. 1, 3, KF) paarweise getheilt sind. So entstehen neben den vier breiten und flachen Seitenwülsten vier Paar schmale aber stärker gewölbte Kanten- oder Eckwülste, wie sie Fr. Müller bezeichnet hat. Die tiefen Längsfurchen (KF, Fig. 1), welche den vier Kanten der Glocke entsprechen würden, verlaufen übrigens nicht über die ganze Länge, sie beginnen erst in einiger Entfernung von der stark planconvexen Apicalfläche und enden beträchtlich vor dem Ursprung der Schirmlappen, welche die langen Tentakeln tragen. Das Auftreten dieser vier Eckfurchen steht im Zusammenhang mit den schmalen Verwachsungsstreifen, durch welche die subumbrellare, dem Schwimmsack anliegende Gastralwand mit der oberen die

Umbrella bekleidenden Gastralwandung vereinigt wird. Dem entsprechend muss auch der Schwimmsack eine sehr ausgesprochen vierseitige Gestalt erhalten, indem auch an der Subumbrellarfläche der Glocke unterhalb der äusseren Kantenfurchen ebensoviel Längsfurchen die Kanten des Schwimmsackraums bezeichnen (Fig. 5). Durch die linearen Verwachsungstreifen, welche den breiten und ausgedehnten Intermediärfeldern der Schirm- und Hydroidquallen entsprechen möchten, wird der peripherische Gastralraum, ähnlich wie bei *Lucernaria*, in vier ausserordentlich breite und weite Gefässtaschen gesondert (Fig. 5, G T), die mittelst quergestellter, schlitzförmiger Spaltöffnungen mit der Centralhöhle des Magens communiciren. An der oberen Grenze jedes longitudinalen Verwachsungstreifens tritt nämlich fast in ganzer Breite des zugehörigen Paares von Eckwülsten ein zweiter mit dem ersteren sich rechtwinklig kreuzender bogenförmiger Verwachsungstreifen auf, durch welchen die untere Magenlamelle nebst Schwimmsackwand an der oberen Magenwand befestigt ist. Die Zwischenfelder dieser vier convex vorspringenden Linien, die nicht etwa blos, wie Fr. Müller glaubte, durch straffer ausgespannte Theile der Subumbrella, sondern durch ebensoviel bogenförmige Verwachsungstreifen erzeugt werden, entsprechen den freigebliebenen Stellen der subumbrellaren Magenwand (Mw¹), somit den Eingangspalten in die weiten Gefässtaschen und sind am Querschnitt als concav einspringende Bogenlinien bezeichnet, welche in Verbindung mit den convex vorspringenden Verwachsungstreifen zu dem Bilde einer kreuzförmigen Figur am Magengrund Anlass geben.

Die Eckpunkte der kurzen Kreuzarme (Fig. 3, z), die Enden der bogenförmigen Verwachsungstreifen, bezeichnen zugleich die Spitzen zweier zipfelförmiger Einbuchtungen des Schwimmsacks, die im Grunde jeder Gefässtasche rechts und links hineinragen (Fig. 4, T) und geben gleichzeitig Anlass zu der Entstehung von ebensoviel Längsfurchen an der Schirmwand der Gefässtaschen (Fig. 4, G F), Längsfurchen, welche etwa die Mitte der Eckwülste in ganzer Länge durchsetzen und auch äusserlich als Streifen bemerklich werden (Fig. 1. 2, G F). Oberhalb jedes bogenförmigen Verwachsungstreifens bildet noch die Centralhöhle des Magens eine niedrige Blindtasche, in welche die zugehörige Gruppe von Gastralfilamenten epaulettenförmig hineinragt (Fig. 2, und 13, Fg). Zwischen dem bogenförmigen Verwachsungstreifen und der Kantenfurchen des Schwimmsacks bleibt ein dreieckiges Feld, in welchem beide Lamellen der Magenwand dicht aneinanderliegen. (Fig. 14.)

Im Gegensatz zu allen mir bekannten *Acalephen* entspringt die Gesamtheit der zu einer Gruppe vereinten Gastralfilamente mittelst eines einzigen starken Stammes an der Magenwand, ein Verhältniss, welches auf den Ursprung sämmtlicher Filamente aus dem primären Magentilament hinweist. Der mächtige, als Ausläufer der subumbrellaren Stützsubstanz nebst Epithelialbekleidung zu bezeichnende Stamm spaltet sich bald in mehrere Aeste, welche nach einfacher oder wiederholter Theilung in die Quastenbüschel von Fäden übergehen. Während die Magenfäden nach Fr. Müller lange gezogene, sogar hufeisenförmige (*H. quadrumana*) Streifen an der subumbrellaren Magenwand bilden, liegen sie bei *Ch. marsupialis* als einfache Quasten in den vier blindtaschenförmigen Eckräumen der Magencavität. Uebereinstimmend wird die Lage derselben bei einer Philippinischen *Charybdeide* von Semper beschrieben, jede Filamentgruppe jedoch als paarig getheilte Doppelgruppe dargestellt.

Die Complication der inneren Räume wird noch vergrößert durch eine eigenthümliche Klappeneinrichtung, welche den vollständigen Abschluss der centralen Magenöhle von den vier weiten seitlichen Gefässaschen ermöglicht. An jeder der vier Eingangsspalten springt im Grunde der Subumbrella, da wo die senkrecht absteigende Wandung des Schwimmsacks beginnt, ein membranöser lippenartiger Hautsaum in den Gastrovascularraum vor, welcher gegen die Magenöhle zu eine seitwärts sich verschmälernde Taschenklappe (Fig. 7, 14, Tkl) vorstellt. In inniger Beziehung zu der Function der flachen Taschenklappe, welche die ganze Breite der Gefässspalte einnimmt, steht ein schmales, in die Schwimmsacköhle vorspringendes Septum, welches auch Fr. Müller als verticale Scheidewand erwähnt und abbildet. Er beschreibt diese Gebilde als 4 dünne verticale Scheidewände, die vom Magen zur Mitte der Seitentaschen gehen und den Raum zwischen Magen und Glocke in vier Kammern theilen. In der That handelt es sich um vier kurze in den Radien des Mundkreuzes vom Boden zu der Seitenwand der Subumbrella ausgespannte Bändchen oder *Frenula* (Fig. 7, 14, Fr), welche durch ihre Anspannung die winklige Umbiegung des Schwimmsackgrundes ausgleichen und bewirken, dass die untere der Subumbrella zugehörige Magenwand an diesen Stellen sich abhebt und in Form von vier dreiseitigen Zipfeln in den Schwimmsackraum vorspringt (Fig. 7, MT). Dieselben werden durch die angrenzenden Klappen zu ebensoviel flachen Taschenräumen des Magens ergänzt, welche nach der Epithelialbekleidung

der unteren Magenwand zu schliessen, bei der Verdauung der Nahrungsstoffe wesentlich betheiligt sind.

Die verticalen, nach beiden Enden zu allmählig verjüngten Bändchen erweisen sich als faltenähnliche Erhebungen der Subumbrella und werden von Muskelfasern bekleidet, welche wie die Muskeln der vier Radialstreifen des Schwimmsacks (in den Radien des Mundkreuzes) einen longitudinalen oder radialen Verlauf haben, im Gegensatz zu den Ringmuskelfasern der ungleich breiteren Zwischenfelder. Die Muskelfasern des Frenulum werden durch ihre Contraction die Wandung der Magentasche (Fig. 7, MT) in den Schwimmsackraum vorziehen, also die Vertiefung der Tasche vergrössern und gleichzeitig die Klappe nach der Magenöhle vorbewegen und den Abschluss derselben nach der Gefässtasche vollständiger machen, Bewegungen, welche man durch Ziehen am Frenulum leicht nachahmen kann.

Fr. Müller ist dieser Klappenverschluss, der auf eine lamellöse von Entoderm bekleidete Wucherung der Schirmgallerte zurückzuführen ist und ganz gewiss auch bei *T. haplonema* besteht, entgangen. Dagegen hat derselbe sehr wohl den Abschluss beobachtet, welchen die Gefässtaschen am Eingang in den weiten Magenraum erfahren können. „Trotz des breiten Eingangs in die vier weiten Seitentaschen,“ äussert sich Fr. Müller, „findet durch die straff herübergespannte Magenwand ein vollständiger Abschluss statt, so dass man Magen oder Seitentaschen ziemlich stark aufblasen kann, ohne dass Luft aus einem in das andere übertritt.“ Auch bei *T. quadrumana* scheinen ähnliche aber noch complicirtere Verschlusseinrichtungen zu bestehen, doch ist es unmöglich, nach Müller's Beschreibung eine einigermaßen klare Vorstellung von derselben zu gewinnen. Möglicherweise entsprechen die vier eiförmigen Wülste, an welchen der Eingang in die Seitentaschen bleibt, den membranösen Lippen unserer *Charybdea*, während die zwei fingerförmigen Fortsätze, welche zu den Seiten jedes eiförmigen Wulstes von der stark verdickten Glocke ausgehen sollen, ganz unverständlich bleiben. Jedenfalls bilden diese acht Anhänge neben den secundären Tentakelfäden des Randes die wichtigsten Besonderheiten von *T. quadrumana*, welche die Aufrechterhaltung der Gattung *Tamoya* für die genannte *Charybdeiden*art rechtfertigen dürften.

Am unteren verjüngten Ende der Eckwülste entspringen weit abwärts vom unteren Schlusse der tiefen Kantenfurche, nahe am Glockenrand die vier charakteristischen Lappenfortsätze der Schirm-

gallert mit ihren sehr langen wurmförmigen Randfäden. In Form und Gestaltung stimmen diese Anhänge von *Charybdea marsupialis* so vollständig mit denen von *T. haplonema* überein, dass ich mich darauf beschränken könnte, auf Müller's Beschreibung hinzuweisen. An seiner Ursprungsstelle nur schwach comprimirt, aber alsbald zu einer keilförmigen Platte zusammengedrückt, und oben wie unten in einen verticalen Flossensaum ausgezogen, erscheint jeder Schirmappen wenigstens im Contractionszustand seiner Musculatur einwärts nach der Schwimmsackmündung umgebogen.

Zwischen der Basis des Anhangs und dem die Glockenmündung umziehenden Velum findet sich eine tiefe, trichterförmige Einbuchtung (Fig. 8, Tr), die nicht wenig zu der eigenthümlichen Configuration des Glockenrandes beiträgt. Der Achsentheil des Lappens wird von einem weiten Längscanal durchsetzt, welcher wie bei *T. haplonema* durch kurze, in der Tiefe jener Einbuchtung winklig aufsteigende Fortsätze (Cg) der beiden benachbarten Gefässtaschen communicirt und in den Centralcanal des fusslangen im Contractionszustande wie geringelten Fangfadens übergeht. Die Verbindung des Tentakelgefäßes mit den Gefässtaschen ist zwar überaus kurz und durch die trichterförmige Vertiefung etwas vom Rande aufwärts emporgerückt, kann aber trotzdem als ein rudimentäres Ringgefäß betrachtet werden, durch welches die Gefäßsräume unter einander communiciren.

So ziemlich in gleicher Höhe mit dem Ursprung der Schirmappen liegen in der Mitte der breiten aber flachen Seitenwülste die Randkörper. Jeder entspringt im Grunde einer tiefen, quer-ovalen Vertiefung, an deren obern Rand ein dreieckiger Vorsprung der vorgewölbten Schirmgallerte entspringt und für die Grube sammt eingelagertem Randkörper eine Art Decke bildet. Die seitlichen Ränder der Grube treten ebenfalls als starke Wülste hervor und schliessen sich bis auf eine schmale Rinne, welche bis zum Rande der Glocke herabläuft (Fig. 1 und 6, R).

Der Glockenrand setzt sich unter fast rechtwinkliger Umbiegung in das sehr breite musculöse Velum fort, welches wie bei *Tamoya* ganzrandig bleibt und höchstens in den vier Radian der Randkörper ganz schwache Einkerbungen zeigt (Fig. 6). Die letzteren sind jedoch keineswegs tiefe, etwa Lappenbildungen vorbereitende Incisuren, sondern lediglich durch die Wirkung eines Zuges veranlasst, welchen ein senkrecht an der Innenseite des Velums erhobenes Suspensorium auf den Rand des Velums ausübt

(Fig. 11, Fr'). Dieses Suspensorium des Velums wiederholt gewissermassen das bereits oben beschriebene Frenulum am Schwimmsackrande und zieht vom Rande des Velums über die ganze Breite desselben hin zur Subumbrella, und zwar unterhalb der beschriebenen Nischenfurche hinauf, um an der Unterfläche der Randkörpergrube in Form eines triangulär verbreiterten erhabenen Feldes zu enden. Dasselbe erreicht in der Mitte seines Verlaufes die bedeutendste Höhe, während es nach beiden Enden allmählig niedriger wird und entspricht einer Wucherung der Stützlamelle von Subumbrella und Velum, um welche sich die Muskelhaut von Schwimmsack und Velum herumschlägt (Fig. 11). Der Faserverlauf der mächtigen Muskellamelle ist aber keineswegs circulär, vielmehr longitudinal, indem die Ringmuskelfasern des Velums an beiden Seiten der Leiste umbiegen und als Längsfasern schräg emporsteigen. Demgemäss dürfte dieses von Semp er bereits erwähnte Band nicht nur als Suspensorium des Velums dienen, sondern zugleich bei der Schwimmbewegung, wenn die Muskeln des Schwimmsacks sich contrahiren, von Bedeutung sein und den Rand des Velums in den vier Einkerbungen emporziehen. Seinem Verlaufe an der Subumbrella entspricht übrigens ein abermaliger und zwar breiter Verwachsungstreifen beider Gefässlamellen (jedoch ohne senkrechtes Gallertseptum), durch welchen der Raum jeder Gefäss tasche vom Ursprung des Randkörpers an bis zum Glockenrande in zwei Seitenhälften abgetheilt wird. (Fig. 12) Die Ursprungsstelle des Randkörpers sieht man sowohl in der Gefäss tasche als an der subumbrellaren Glockenfläche scharf markirt, dort bezeichnet sie den Anfang des Verwachsungstreifens der Gefässwände, hier entspricht derselben eine Vertiefung, in welcher 2 vorn vor der Basis der benachbarten Schirmklappen aufsteigende Faserstränge (der Nervenring Fr. Müller's) der Schwimmsackwandung Faserzüge in den Stiel des Randkörpers eintreten lassen (Fig. 11).

Das nahezu am Innenrand der Glockenmündung ausgespannte breite Velum enthält überaus zierliche Gefässramificationen, welche wie bei Tamoya von der Peripherie der breiten Gefäss taschen in die Stützlamelle des Segelsaumes eintreten. Die Velumgefässe, welche Fr. Müller beschreibt, verhalten sich freilich mit Rücksicht auf ihre zahlreichen Ramificationen complicirter, wiederholen jedoch durchaus den gleichen Typus, so dass der grössere Reichtum an Verzweigungen vornehmlich auf Kosten des bedeutenden Glockenvolums zu setzen sein dürfte. Hier wie dort treten die

Gefässe paarweise zu den Seiten sowohl der tentakulären wie der Randkörperradien in das Velum ein, im Einzelnen nach Verlauf und Zahl ihrer Aeste variirend. Häufig erscheint der Gefässstamm schon am Grunde getheilt, so dass zwei Gefässpaare zu den Seiten des betreffenden Radius auftreten. Ganz allgemein stehen übrigens die Gefässe, welche zu den Radien der Randkörper (b) gehören, den tentakulären (b') an Umfang und Complication merklich nach (Fig. 8 und 11 b und b').

Der gesammte Glockengrund wird vom Magenraum eingenommen. Derselbe erscheint verhältnissmässig flach, besonders an der Umbrellarseite, während die subumbrellare Wand unter sehr zierlichen Faltungen mehr oder weniger gewölbt in den Schwimmsackraum vorspringt. Im Vergleiche zur Gastralhöhle erscheint der vierkantige Mundstiel eng und dickwandig. In den Radien der Tentakeln springt die Gallertschicht desselben in Form von vier lippenartigen Wülsten centralwärts so stark vor, dass der Innenraum und dem entsprechend auch die Mundöffnung an der scheibenartig verbreiterten Oralfläche des Mundstiels geschlossen erscheint. Offenbar ist der Endabschnitt des Mundstiels während des Lebens überaus beweglich und wie derselbe wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Lebensweise als flache vierlappige Scheibe horizontal ausgebreitet werden kann, so werden sich wiederum die vier in den Randkörperradien liegenden Lappen zur Bildung eines trichterförmigen Raumes armartig erheben und zusammenlegen können. In der That verläuft auch über jeden dieser vier Mundarme die bei allen *Acalephen* wiederkehrende Armrinne, welche den Spalten des Mundkreuzes entsprechend zu der vierspaltigen Höhle des Mundstiels hinleitet, während an der äussern ektodermalen Fläche der Mundscheibe eine zarte Muskelbekleidung auftritt. Den lippenartigen Vorsprüngen der letzteren entsprechend erheben sich im Umkreis des Mundes vier nach aussen vorspringende Mundlippen. Mit diesen Gallertwülsten alterniren die vier Mundarme und demgemäss die vier äusseren Kanten des Mundstiels, welche sich fast über die ganze Subumbrellarfläche des Magens als Erhebungen der Gallerte fortsetzen. Schon mit unbewaffnetem Auge beobachtet man in den Radien der Randkörper vier dunkle, von heller Axe durchsetzte Streifen der Magenwand (Fig. 4, 7). Die helle Axe derselben entspricht den schwachgewölbten Verdickungen der Gallerte, welche aus den Kanten des Mundstiels hervorgehen, sowie einer tiefen, rinnenförmigen Furche an der Gastralfläche, einer Fortsetzung der Spaltenräume des Mundkreuzes, beziehungsweise der Armrinnen.

Die dunklen Streifen zu beiden Seiten der hellen Axe sind nichts als der optische Ausdruck des die Seiten der Rinne überkleidenden Entoderms (Fig. 7 Ent). Dieselben enden kurz vor der Stelle, an welcher das verticale Septum an der Seitenwandung des Schwimmsacks beginnt (Fig. 7. Fr). Wahrscheinlich ist das drüsige Organ, welches Fr. Müller an der gleichen Stelle von *T. quadrum* als dendritische Drüse beschreibt, nichts anderes als die gleiche, durch seitliche Ausläufer noch complicirter gestaltete Bildung.

Ueber das Nervensystem der Charybdeiden hat bereits Fr. Müller einige seinen brasilianischen Tamoyaarten entlehnte Beobachtungen mitgetheilt. Als solches wird ein schmaler weisslicher oder gelber Streifen gedeutet, der in der Höhe der Randkörperchen an der inneren Wand der Seitentaschen ringförmig um die Glockenhöhle läuft und jederseits von einem durchsichtigen Saume eingefasst ist. Dieser letztere entspreche einer dünnen Leiste Gallertsubstanz, in die der Nervenring eingebettet liege. Dem Ursprung der Schirmanhänge gegenüber verdicke sich dieser Nerv zur Bildung von je zwei Ganglien, von denen eine grosse Zahl von Nerven abgehen und theils in das Velum, theils in die Tentakeln eintreten sollen. Auch an der Verbindungsstelle der Taschenhaut mit der Basis des Randkörperchen wird eine Anschwellung beschrieben, von welcher ein ansehnlicher Nerv in den Stiel des Randkörpers eintrete.

Was Fr. Müller bei Tamoya gesehen und als Nervenring in Anspruch genommen hat, ist auch bei der mediterranen Charybdea leicht wieder zu finden. Doch stellt sich das Verhältniss in wesentlich anderer Weise heraus. Auch hier tritt an der Schwimmsackwandung ein schmaler heller Streifen hervor, der freilich nicht genau ringförmig verläuft, vielmehr in den Radien der Tentakelanhänge dem Glockenrand am nächsten, an der Basis des Randkörpers am weitesten abseits liegt. Hierdurch gewinnt der Ring einen ausgeprägt zickzackförmigen Verlauf.¹⁾ (Fig. 11 NR.) Schon unter schwacher Vergrösserung (Fig. 18) jedoch überzeugt man sich mit Bestimmtheit, dass gerade der Achsentheil einen helleren, scharf umschriebenen Strang bildet, an dessen oberer und unterer Begrenzung, dort ein schmaler, hier

¹⁾ Ebenso wie der Nervenring der von Semper kurz skizzirten philippinischen Charybdeen. Nach Semper, Zeitschrift für wiss. Zoologie. Tom. XIV. pag. 562 Reisebericht, steigt der Nervenring vom Randkörper etwas in die Höhe, biegt sich dann herunter und erreicht in der Mittellinie des Basalstücks eines Tentakels am Aussenrande der Scheibe seine tiefste Stelle.

ein breiter Fibrillenstrang hinzieht, von der Muskelzone durch eine unregelmässige Doppelreihe heller vacuolenähnlicher Räume getrennt (Fig. 18). Wir werden später nachweisen, dass das kleinzellige Epithel, welches die Fibrillenstränge bedeckt, ein mit den Fibrillen in Continuität stehendes Nervenepithel ist und dass unterhalb desselben zwischen den Fibrillen Ganglienzellen zerstreut liegen. Besonderen Nerven vergleichbare Fibrillenbündel treten nur in den vier Radien der Randkörper nach dem oberen Theile des Schwimmsacks aus: wir wollen dieselben als Radialnerven bezeichnen (Fig. 11 RN.).

Auch die paarweise hervortretenden Fibrillenbündel, welche in jeden Randkörper eintreten, könnten als besondere Nerven unterschieden werden. An zahlreichen anderen Stellen aber treten die Fibrillen mehr vereinzelt aus, um die Muskeln des Velums und der Tentakeln zu versorgen und in die später zu beschreibenden Ganglien und Fibrillennetze der Musculatur überzugehen. Dagegen existiren keine Ganglienanschwellungen an der Basis der Schirmlappen, wohl aber oberhalb der Insertionsstelle der Randkörper wenigstens als Anhäufungen grosser Ganglienzellen (Radial-Ganglion). An der Basis des Randkörpers scheint die helle Axe des Ringstreifens unterbrochen, und die Faserbündel treten von jeder Seite in den Stiel des Randkörpers ein. Dagegen bleibt an der Basis der Schirmlappen die helle Axe in Continuität und beschreibt am blinden Ende der trichterförmigen Einbuchtung einen aufwärts gerichteten schwachen Bogen (Fig. 11, Nb.).

Die Geschlechtsorgane verhalten sich nach Form und Lage, wie sie Fr. Müller für *Tamoya* und Semper für die Philippinischen *Charybdeen* beschrieben hat. Sie bilden 8 dünne, je nach Grösse und Alter der Lamelle, aber auch je nach dem Geschlecht verschieden breite Platten, welche paarweise an den Seiten der vier Anwachsstreifen befestigt und frei in die Höhle der Gefässtaschen hineinragen.

Da die Verwachsungsstreifen von relativ hohen Gallertsepten gebildet sind, zu welchen sich die subumbrellare Schicht der Schirmsubstanz, die Stützlamelle des Schwimmsacks, erhebt, sollte man erwarten, dass die Genitalblätter in ganzer Höhe des Septums befestigt seien. Dem ist jedoch nicht so. Wie man sich am Querschnitt leicht überzeugt (Fig. 24), liegen die Blätter nur in dem umbrellaren Winkel der Verwachsungsstelle und gehen, mit ihrem hohen Epithel, welches das Keimlager vollständig überkleidet, in den Entodermbelag der Gefässtasche über. In keinem der von mir

untersuchten Exemplare fand ich vollkommen reife Geschlechtsproducte, wenn auch die einen durch Eier, die andern durch Spermatoblasten dem Geschlechte nach ausreichend unterschieden waren.

Die Individuen mit schmalen Genitallamellen (Fig. 4) erweisen sich als Weibchen, deren Eier, in verschiedener Grösse und Ausbildung begriffen, doch noch nicht die Reife zum Austritt erlangt hatten. Die breitblättrigen Formen zeigen eine höchst eigenthümliche Fächerbildung der Genitalorgane und enthalten ein gleichmässig kleinzelliges Keimlager, dessen Elemente keine andere Bedeutung als die von Spermatoblasten haben können. Reife Samenfäden, die nach Fr. Müller cercarienähnlich sein sollen, mit dickem rundlichen Kopf und feinem haarförmigen Anhang, habe ich nicht beobachtet. Nach Semp er soll die Entleerung der Genitalorgane durch eine einfache Reihe kleiner Löcher, die dicht neben dem angehefteten Rande des Geschlechtsblattes verlaufen und in die Nebentaschen des Magens führen, erfolgen; wir werden jedoch sehen, dass es sich nicht um Löcher des Genitalorgans, sondern nur um regelmässige Unterbrechungen in der Anheftung desselben zu den Seiten des Verwachsungsstreifens handelt, die dadurch veranlasst sind, dass die Gallertlamelle unterhalb des Gefässplättchens rechts und links eine regelmässige Reihe von zapfenförmigen Fortsätzen in das Genitalblatt entsendet, zu der Entleerung der Zeugungsstoffe aber in keiner Beziehung zu stehen scheint.

Auffallend im Gegensatze zu den Acalephen erscheint die vollkommene Sonderung jedes Genitalorganes in zwei miteinander in keinerlei Verbindung stehende Hälften. Wenn ich in meiner früheren Arbeit über Polypen und Quallen der Adria (pag. 56), um die morphologische Parallele zu den Acalephen durchzuführen, zu der Annahme gedrängt war, dass die in die Höhlen der Seitentaschen hineinragenden Genitalorgane als Schenkel hufeisenförmiger Bänder in den Radien der Filamentgruppen durch ein im Magengrunde liegendes Zwischenstück vereinigt seien, ähnlich wie wir eine solche Vereinigung bei den Lucernariden vor Beginn des radialen Verwachsungsstreifens beobachten, so habe ich mich nach näherer Untersuchung überzeugt, dass der Verwachsungsstreifen eine vollkommene Trennung bewirkt und die von Fr. Müller sowohl wie von Semp er gegebene Darstellung über Lage und Sonderung der Genitalplatten durchaus richtig ist. Gleichwohl besteht für die Lage der hier getrennten Genitalplattenpaare und der hufeisen-

förmigen Genitalorgane der *Acalephen* und *Lucernariden* eine vollkommene Homologie, welche durch die Lage der Filamentgruppen in den gleichen Radien dargethan wird.

Nach dem Erörterten dürfte ausreichend erwiesen sein, dass Fr. Müller mit den Charakteren seiner Gattung *Tamoya*, die er am Schlusse seiner Abhandlung denen von *Charybdea* gegenüber zusammenfasste, eben nur die Gattung *Charybdea* charakterisirte, da die von Gegenbaur hervorgehobenen Merkmale sammt und sonders nicht zutreffen. Fr. Müller's Gegenüberstellung beider Gattungen war folgende:

<i>Charybdea</i> .	<i>Tamoya</i> .
1. Glockenrand in Lappen getheilt.	Glockenrand mit ganzrandigem Velum.
2. Fortsätze des Magens mit Seitencanälen.	Seitentasche ohne Nebencanäle.
3. Fangfäden in die Seitencanäle einmündend.	Fangfäden in die Seitentaschen mündend.
4. Magen und Mundtrichter nicht geschieden.	Magen gegen den Mundtrichter verschliessbar.
5. Magenfäden hohl, in die Glocke gerichtet.	Magenfäden solid, in die Magenhöhle gerichtet.

Was die Punkte 1, 2 und 3 anbetrifft, so sind dieselben oben bereits dahin erledigt, dass die für *Tamoya* hervorgehobenen Merkmale auch für *Charybdea* zutreffen. Der Punkt 4 enthält überhaupt keinen verwerthbaren Gegensatz, während sich wiederum für 5 das für 1, 2 und 3 Bemerkte wiederholt. Hohle Magenfäden existiren überhaupt bei keiner Qualle und ebensowenig können die Magenfäden in einem anderen Raum als in der Magenhöhle liegen.

2. Feinerer Bau und Gewebebildung.

Ueber die feinere Structur der Gewebe vermag ich leider kein so vollkommen erschöpfendes Bild zu geben, als ich wohl gewünscht hatte, da mir nicht Gelegenheit gegeben war, lebende *Charybdeen* nach entsprechenden Präparationsmethoden zu behandeln, ich mich vielmehr auf Untersuchung von Weingeistexemplaren, die allerdings zuvor der Behandlung mit Osmiumsäure ausgesetzt waren, zu beschränken hatte. Ich werde daher den histologischen Theil auf die wichtigsten, zum Verständniss der Organisation nothwendigen Angaben beschränken und wie ich glaube um so eher in abgekürzter Behandlung an diesem Orte

darstellen können, als ich meine seit längerer Zeit vorbereitete histologische Arbeit über die Schirmquallen in nicht zu langer Frist vorlegen zu können hoffe.

Ectodermbekleidung.

Die Ectodermbekleidung von *Charybdea* verhält sich ganz ähnlich wie die anderer *Acalephen* und auch der grösseren Hydroidmedusen. Das Epithel der oberen Schirmfläche wird aus flachen, ziemlich regelmässig sechseckigen Zellen gebildet, deren Kern mit Nucleolus besonders schön nach Behandlung mit den bekannten Tinctionsmitteln hervortritt, meist von einem Netze feinkörnigen Plasmas umgeben (Fig. 15). Wahrscheinlich tragen die Ectodermzellen, wie ich dies an allen *Acalephen* beobachtete, welche ich lebend untersuchen konnte, lange Geisselhaare. Da wo die rundlichen Nesselwülste, deren Pigment die gelbliche Punktirung der Glockenfläche veranlasst, auftreten, nimmt das Epithel eine kleinzellige Beschaffenheit an, und das Lager der rundlichen Nesselkapseln erzeugenden Cnidoblasten wird von kleinen polygonalen Zellen überdeckt, die am besten im peripherischen Theil des Nesselwulstes unterschieden werden. Noch weit mehr ist das äussere Epithel an den Tentakeln verändert, deren ausserordentlich hohes Ectoderm von dicht gedrängten Cnidoblasten erfüllt wird, welche länglich ovale Nesselkapseln enthalten und in verschiedenen Zonen übereinander liegen (Fig. 24. 25). In der Tiefe liegen die jüngsten Cnidoblasten mit noch unfertigen Nesselkapseln, an der Oberfläche die ältesten mit vorstehenden Cils, um durch jene, welche mit der fortschreitenden Differenzirung des Nesselorganes allmählig emporrücken, ersetzt zu werden. Während des Emporrückens der sich bedeutend verlängernden Nesselzelle differenziren sich am basalen Theile derselben sechs oder mehr lange stabförmige Fäden, die sich sehr intensiv mit Carmin, noch stärker mit Haematoxylin tingiren und vielleicht musculös sind. Fr. Müller beschreibt dieselben bereits als cylindrische Fäden, welche die spindelförmige Nesselzelle umgeben und vom Rande einer die Basis der Nesselzelle umhüllenden Scheide entspringen sollten. Es handelt sich jedoch wohl nicht um separate Gebilde, sondern um den ungebildeten Basaltheil des Cnidoblastes, welcher dem auch in anderen Fällen ¹⁾ sehr langen, aber einfachen fadenförmigen Träger entspricht, in unserem Falle nur meist in 6 Fäden gespalten ist. Dieselben sitzen basalwärts an

¹⁾ Beispielsweise bei *Velella*, *Porpita*, *Lucernaria* etc.

der Stützlamelle auf und gehen mit ihrem distalen zu einer dünnen Faser ausgezogenen Endabschnitt in die membranartige Umhüllungsschicht des Nesselorgans über, in der ich, zumal da an derselben häufig noch der Kern enthalten ist, nur einen Rest des Cnidoblastes erkennen kann (Fig. 26). An der Spitze der grossen Nesselkapseln findet man oft noch das kegelförmige Cnidocil erhalten. Zwischen den grossen Cnidoblasten finden sich eine Menge kleiner ovaler Nesselkapseln vertheilt, zu denen wahrscheinlich feine lange Cils gehören.

Ungleich höher als auf der aboralen Schirmfläche gestaltet sich das Epithel des Ectoderms an der Subumbrella, wo dasselbe die quergestreifte Musculatur des Schwimmsacks erzeugt und in der Region des Nervenrings zu einem hohen Nervenepithel wird. Auch an der Oberfläche der Schirmlappen, an welcher sich in der Tiefe der Ectodermzellen glatte Muskelfibrillen finden, werden jene, wenngleich in verschiedenem Grade, höher als das gewöhnliche Plattenepithel der Umbrella.

Muskulatur.

Bezüglich der Muskelbildung habe ich im Allgemeinen das zu wiederholen, was von mir früher für die *Acalephen* dargestellt wurde und seitdem auch für fast alle Familien der *Craspedoten* bestätigt worden ist. Wir finden sehr ausgeprägt quergestreifte Muskelfasern an Subumbrella und Velum, glatte Muskelfasern an der Oberfläche der Schirmlappen und innerhalb der Gallertlage der Tentakeln. Sämmtliche Muskelfasern (vermeintliche Neuromuskeln) sind Erzeugnisse des Ektodermepithels und im Zusammenhang mit ihren Bildungszellen erhalten. Von den Tentakelmuskeln abgesehen, erweisen sich beide Muskelformen als sehr lang gestreckte, an ihren Enden zugespitzte, parallel gelagerte Fibrillen, die freilich an manchen Stellen nach bestimmten Richtungen convergiren und umgekehrt wieder fächerförmig auseinanderstrahlen, auch zopfähnlich sich verflechten können, im Allgemeinen aber als Radialfasern longitudinal oder als Ringfasern concentrisch verlaufen.

Ringmuskeln finden sich nur in der Subumbrella und der entsprechenden Fläche des Velums, wo sie eine einfache aber kräftige Lage schmaler, hoher Fasern in der Tiefe ihrer hohen Matrixzellen bilden (Fig. 22, 23, 27 M). Viel zarter und flacher erscheinen die Fibrillen an der Subumbrellarfläche des Magens und der Mundarme. Die Faserlage, welche die Stützlamelle der Subumbrella bekleidet, ist jedoch keineswegs eine ausschliess-

lich circuläre und continuirlich zusammenhängende Fibrillenschicht, vielmehr finden wir die Ringfaserschicht in den vier Radien durch eine sehr ausgeprägte, jedoch nicht quergestreifte Radialfaserlage, unterbrochen deren Ausbildung mit dem Auftreten der senkrecht stehenden Suspensorien, der Frenula des Segels und des Magens in sehr naher Beziehung steht. Nicht einmal am äussersten Saume des Velums erhält sich die Ringmuskelschicht vollständig unverändert, da hier in den vier Radien der Randkörper die schmale Falte des Frenulums beginnt, welche sich mit der Entfernung vom Rande immer mehr erhebt und unter bedeutender Verbreiterung am subumbrellaren Felde des Randkörpers endet. An dieser Falte, welcher eine entsprechende Erhebung der Stützlamelle als Unterlage dient, biegen die Ringfasern schräg aufwärts um und geben zur Bildung der aufsteigenden, das Frenulum bekleidenden Längsfaserlage Anlass, welche an dem unteren Abschnitt des erwähnten schwach vorgewölbten Feldes fächerförmig ausstrahlt (Fig. 11, Fr¹ M). Zu den Seiten dieses nach vorn verbreiterten Fächers von Muskelfasern enden die circulären Fasern des Velum in seinen Spitzen oft bündelweise einander genähert in scharf begrenztem Saume, während sie wiederum an den seitlichen Partien des subumbrellaren Randkörperfeldes nach abwärts umbiegen und als feine Fibrillen enden. Somit bleibt der obere und mittlere Theil jenes Feldes von stärkeren Muskelfasern frei und wird vorzüglich geeignet, die Nervenetze nebst zugehörigen Ganglienzellen unterhalb des Epithels überraschend schön zur Anschauung zu bringen (Fig. 17).

Auch oberhalb des Randkörperfeldes beginnt eine mehr oder minder scharf durchgeführte Unterbrechung der Circularfasern in der Richtung der schmalen Fibrillenlage des Radialnerven. Es kreuzen sich hier die fein zugespitzten Enden der beiderseitigen Circularfaserzüge, oder schieben sich bald mehr, bald weniger regelmässig ineinander. Weiter aufwärts treten dann selbstständige Längsmuskelfasern hinzu, die ein langgestreckt dreieckiges, nach dem Magen zu sich verbreiterndes Feld einnehmen, welches als eine entsprechende Lücke in der Lage der Circularfasern schon bei makroskopischer Betrachtung in die Augen fällt. In der Gestaltung dieses hellen Radialfeldes ergeben sich übrigens nach den Individuen mancherlei Verschiedenheiten. In der Regel erscheint schon am spitzen unteren Ende des Feldes die Längsfaserschicht als schmale, selbstständige Fasergruppe ausgeprägt, in anderen Fällen aber bilden sich zuerst eigen-

thümliche Complicationen im Verlaufe der angrenzenden Ringfasern aus, welche sich auf dem Felde, bündelweise convergirend, ineinander flechten oder an den Seiten desselben endigen und zwischen sich fächerförmig ausstrahlende, schräg verlaufende Faserzüge hervortreten lassen, bis endlich der Faserzug ein gleichmässig longitudinaler wird. Das unregelmässige, höchst complicirte Flechtwerk der Faserzüge (Fig. 15) macht zuletzt dem regulären longitudinalen Fasersystem Platz, welches seitlich in scharfer Linie von den oft in breiten Bündeln convergirenden Enden der Ringfasern begrenzt wird. An diesen Längsmuskelfasern habe ich übrigens keine deutliche Querstreifung nachweisen können.

Der obere dreieckig verbreiterte Theil des hellen Radialfeldes zeichnet sich durch das Auftreten einer senkrechten Lamelle aus, welche sich bis zur subumbrellaren Magenwand fortsetzt und an dieser befestigt (Fig. 14, Fr). Die Lamelle wurde schon oben als Frenulum des Magens bezeichnet, und ihre Beziehung zu der an dieser Stelle des Magens befindlichen Taschenklappe wahrscheinlich gemacht. Histologisch besteht dieselbe aus einer dünnen verticalen Erhebung der subumbrellaren Stützlamelle und aus dem diese überkleidenden Muskelepithel, dessen Längsfaserzüge besonders stark und mächtig hervortreten, während sie an den seitlichen Partien des Feldes bedeutend reducirt sind, beziehungsweise vollständig verschwinden. Die Muskelfasern treten an dem oberen Ende des Frenulums direct auf die Stützlamelle des Magens über, an der sich in den entsprechenden Radien die vier Längsfaserzüge bis zum Mundstiel fortsetzen. Dieselben überkleiden die vier hellen, von Fr. Müller als Drüsengänge aufgefassten Streifen, welche in Wahrheit rinnenförmige Vertiefungen der subumbrellaren Magenwand vorstellen und in wulstförmigen Verdickungen der Gallertlamelle verlaufen.

Auch das Epithel der Umbrella erzeugt an manchen Stellen Muskelfibrillen und zwar ebenfalls sehr lange, aber der Querstreifung entbehrende, stark lichtbrechende Fasern, die in der Regel dicht gehäuft und in paralleler Lagerung einen longitudinalen Verlauf einhalten. Diese Faserzüge beginnen auf der Schirmfläche in einiger Entfernung von der Basis der Schirmlappen und treten von allen Seiten auf die Oberfläche derselben über, welche sie der ganzen Länge nach bekleiden. Am wenigsten dicht und durch breitere Intervalle gesondert erscheinen sie zu den Seiten des Gefässcanals, dessen Richtung sie schräg kreuzen, in viel dichterem Lagerung überziehen sie die Seitenflächen beider Segellappen, von

denen der obere im Ectoderm grössere und kleinere Nesselwülste enthält, während der untere die bei weitem reichste Muskelentfaltung darbietet. An der abgeflachten und verbreiterten Basis des unteren Lappens setzen sich die Faserzüge auf die umbrellare Wand der trichterförmigen Vertiefung zwischen Schirmlappen und Velum fort und bilden hier eine sehr dichte, starke Längsmuskellage, auf deren Wirkung die bereits erwähnte Einkrümmung der Schirmlappen nach dem Glockenraum hin zurückzuführen sein möchte (Fig. 11, LM). Eine Lage sehr blasser und dünner Muskelfasern überkleidet auch die äussere Fläche des Magenstiels und der im conservirten Zustand horizontal ausgebreiteten Mundarme, welche zumal bei der weichen Beschaffenheit ihrer Gallertschicht im lebenden Zustand überaus contractil und beweglich sein müssen. Der dünne Rand der vierarmigen Scheibe des Mundstiels erscheint meist etwas nach auswärts umgeschlagen und ist ebenso wie die gesammte ovale Scheibenfläche von einer drüsenreichen Entoderm-lage bedeckt, wie auch bei den Acalephen die dem Munde zugewendete Fläche der Mundarme ein modificirtes Entodermepithel trägt. Die zarten Fasern, welche das flache Muskelepithel an der Aussenfläche der Scheibe erzeugt, halten wieder in der Verlängerung der Kanten des Mundstiels einen streng radiären Verlauf ein, während sie in den Zwischenfeldern circular verlaufen. In der Nähe des Randes aber gewinnt die an sich schon breite Zone der Radiärfasern an Ausdehnung, indem dieselben unter sanftem Bogen schräg seitwärts einbiegen und in geschwungenem transversalen Verlaufe allmählig eine fast circular Richtung gewinnen.

Am Velum kommen ausser der hohen quergestreiften Ringmuskellage der subumbrellaren Ektodermbekleidung keine weiteren Muskeln zur Entwicklung, da die obere als Fortsetzung des umbrellaren Epithels die Stützlamelle überkleidende Ektoderm-lage keinerlei Muskelfibrillen erzeugt. Unser besonderes Interesse nimmt die Musculatur der zu bedeutender Länge ausdehnbaren Tentakeln in Anspruch. Es sind ausschliesslich Längsfaserzüge, auf deren Wirkung die Contractilität der Tentakeln beruht, deren Verlängerung also durch die passive Gegenwirkung der elastischen Stützlamelle veranlasst wird. Wie die Muskelfibrillen der Schirmlappen und die selbstständigen Längsfaserzüge der Subumbrella entbehren dieselben der Querstreifung und erweisen sich als stark lichtbrechende leicht tingirbare Bänder von bedeutender Länge, welche aber nicht in der Tiefe des Ektoderms

frei die Oberfläche der Mesoderm-lamelle bekleiden, sondern in die mächtig verdickte Gallertschicht selbst eingelagert sind und langgestreckte canalartige Räume derselben erfüllen. Auf dem Querschnitt erweisen sich diese Räume als drei bis vier theilweise in einander geschobene Reihen von Spalten, welche von der inneren, das heisst dem Entoderm zugewendeten Seite nach der äusseren Oberfläche hin an Umfang abnehmen. Die Spalten der unteren oder inneren Reihe sind ausserordentlich hoch und langgezogen und ebenso wie die kürzeren mehr rundlichen Spalten der übrigen Reihen mit einem peripherischen, stark glänzenden Körnerbelag, den Querschnitten der Längsmuskelfasern, behaftet (Fig. 24, M). Auf dem Längsschnitt wechseln die Faserplatten der Stützlamelle mit den langen Muskelbändern, deren Gegensatz am schärfsten an gefärbten, Carmin- oder Haematoxylinpräparaten hervortritt (Fig. 25), da sich mit Carmin die Stützsubstanz, mit Haematoxylin die Muskelfaser intensiver tingirt. Ueber die Art und Weise, wie diese reiche Fülle von Muskelementen in die abgeschlossenen Räume der Stützgallerte hineingelangt ist, kann meines Erachtens kaum eine Meinungsverschiedenheit herrschen, insbesondere wenn wir das Verhältniss der Längsmuskelfasern zu der Skeletschicht bei Siphonophoren und anderen Coelenteraten, deren Stützlamelle sich in Form longitudinaler Leisten oder Blätter nach dem Ektoderm zu erhebt, zum Vergleiche heranziehen. Denken wir uns am Stamme z. B. von *Physophora* die entsprechenden mehrfach gespaltenen lamellosen Mesodermwucherungen¹⁾, welche von Längsmuskelbändern überkleidet sind, in Folge erneuter Ausscheidung von Stützsubstanz peripherisch verbunden, so erhalten wir die langgezogenen, mit Muskelfasern erfüllten Spaltenräume des Mesoderms, wie wir sie hier beobachten. Es fragt sich nur, ob die Muskelfasern lediglich den von ihren Matrixzellen losgelösten Fibrillen entsprechen, oder ob sie, was an sich viel wahrscheinlicher ist, von einer tiefen Zellenlage erzeugt, sammt den Kernen und Protoplasma-resten die Räume erfüllen. Schon bei einer anderen Gelegenheit habe ich kürzlich für die *Physophoridae* die gleiche Frage zu Gunsten der letzteren Auffassung zu beantworten gesucht, obwohl es dort nicht überall möglich gewesen war, die zugehörigen Kerne aufzufinden. In dem vorliegenden

¹⁾ Wenn ich die Bezeichnung Mesoderm hier und an anderen Orten für die Gallertsubstanz und die Stützlamelle der Coelenteraten in Anwendung bringe, so bin ich mir des Unterschiedes von dem, was man bei Würmern und höheren Thieren Mesoderm nennt, wohl bewusst.

Falle aber gelingt es leicht, den Beweis mit Bestimmtheit zu führen. Zwar habe ich keine Isolationspräparate der Muskelzellen durch Maceration hergestellt, dafür aber auf Schnitten die Kerne und Körnchenreste des Protoplasma's an den Faserzügen nachweisen können. Während die Fasern, entsprechend den Muskelfibrillen in der Tiefe der Ektodermzellen, der Wandung unmittelbar anliegen, nehmen die Kernreihen und körnigen Protoplasmae Reste ihrer Matrixzellen den centralen Theil des Spaltenraumes ein (Fig. 24' k).

Im Lichtbrechungsvermögen und Verhalten den Tinktionsmitteln gegenüber stimmen mit den Muskelfasern die bereits oben erwähnten Faserbündel überein, welche sich an die grossen Nesselkapseln befestigen und von mir als wahrscheinliche Erzeugnisse der Cnidoblasten gedeutet wurden. Wären diese an der Stützplatte fixirt und im Ektoderm senkrecht emporstehenden Gebilde (Fig. 26) selbstständige Producte benachbarter Ektodermzellen, so müssten sich an denselben Kern und Plasmareste finden lassen, was mir in keinem Falle möglich war. Dagegen ist die muscöse Natur derselben gar nicht unwahrscheinlich, nicht nur im Hinblick auf die erwähnte Uebereinstimmung des optischen Verhaltens, sondern angesichts der Thatsache, dass Muskelelemente als Differenzirungen von Ektoderm- und Entodermzellen (Siphonophoren) auftreten, welche zugleich noch andere Functionen mit übernehmen. (Vergleiche die Differenzirungen des morphologisch einer Zelle entsprechenden Infusorienleibes.)

Zwischen den Zellen des Muskelepithels lagern an vielen Stellen und ganz regelmässig zu beiden Seiten des Nervenringes in Reihen angeordnet grosse, helle, blasige Gebilde, die beim ersten Blick den Eindruck von Hohlräumen machen, in Wahrheit aber blasig aufgetriebenen und mit Flüssigkeit gefüllten Zellen entsprechen. Der Beweis für die Richtigkeit dieser Deutung liegt in dem Vorhandensein eines centralen oder auch wandständigen, von Plasmafäden getragenen Kernes, den man mit Hilfe von Tinctiionsmitteln sehr bestimmt und regelmässig nachzuweisen im Stande ist. Die Zellen liegen stets oberflächlich, oft freilich fast vollständig von den benachbarten Zellen verdeckt, zuweilen auch eine freie gewölbte Hervorragung bildend. Im letzteren Falle gelingt es bei oberflächlicher Einstellung häufig, eine kleinere oder grössere kreisförmige Contour zu beobachten, die von der Fläche aus leicht für eine Oeffnung gehalten wird, in Wahrheit aber, wie man an feinen Querschnitten findet, einer seichteren oder tieferen Delle der Membran entspricht. Daneben beobachtet

man noch an vielen Zellen eine von einem Plasmastrang getragene kegelförmige Erhabenheit, die zuweilen in einen freien, wohl einer Geissel entsprechenden feinen Faden ausläuft. Wahrscheinlich handelt es sich in diesen blasigen Zellen, die mit Rücksicht auf ihr regelmässiges Auftreten zu den Seiten des Nervenringes und das constante Fehlen an manchen Stellen, z. B. an dem subumbrellaren Felde des Randkörpers nicht etwa als abnorme, beim Absterben des Thieres durch Wasseraufnahme erzeugte Bildungen betrachtet werden können, um Drüsenzellen, welche nach Art der Becherzellen ein helles, schleimiges Secret wohl durch eine kleine Oeffnung an der Oberfläche austreten lassen.

Nervensystem.

Durch das Vorhandensein eines scharf ausgeprägten, leicht nachweisbaren Nervenrings (Fig. 11, NR) würden sich die *Charybdeiden* an die *Craspedoten* anschliessen, mit denen sie ja auch die Anwesenheit des Velums theilen. Indessen bietet das ringförmig geschlossene Nervencentrum mehrfache wesentliche Besonderheiten. Zunächst das abweichende Lagenverhältniss desselben in bedeutender Entfernung vom Schirmrand und sodann der mächtige Umfang des Nervenrings, in welchem zugleich die Elemente des oberen Nervenrings der *Craspedoten* enthalten sind, da man von dem letzteren auf der oberen Schirmfläche nur am Basalabschnitt der Randkörper kleine, aus dem untern Ring emporgetretene Segmente mit Sicherheit nachweist. Der schon mit unbewaffnetem Auge erkennbare Ring liegt in einer breiten Lücke der Musculatur und erscheint zunächst durch eine abweichende Beschaffenheit des oberflächlichen Epithels gekennzeichnet, welches im Wesentlichen das Verhältniss des Nervenepithels der *Craspedoten* und der *Acalephen* wiederholt.

Soweit ich die Structur dieser Gewebe an den mir überkommenen Weingeistexemplaren auf Längs- und Querschnitten festzustellen im Stande war, handelt es sich um ein hohes aber kleinzelliges Epithel, welches aus zweierlei Elementen, den mit Nervenfasern zusammenhängenden Sinneszellen und den in gröbere stärkere Fasern auslaufenden Stützzellen¹⁾ besteht. Beiderlei Elemente tragen wohl ebenso wie die der *Acalephen* Geisselhaare, die jedoch an den von mir untersuchten Exemplaren nicht erhalten waren. Untersucht man den breiten Nervenring, an dem wir bereits oben eine helle feinstreifige Achse (Fig. 21, A St), einen oberen

¹⁾ C. Claus, Ueber *Halistemma tergestinum* etc. pag. 11.

und unteren (dem Velum zugekehrten) Fibrillenstrang unterschieden haben, mittelst feiner, durch die Fibrillenstränge geführter Längsschnitte, so gewinnt man das in Fig. 20 dargestellte Bild. Oberhalb der merklich verdünnten Stützlamelle verlaufen die zarten Nervenfibrillen (Nf) in vorwiegend longitudinaler Richtung, bedeckt von den Elementen des Epithels, dessen Nervenzellen (Nz) mit ihren schönen, länglich ovalen Kernen in ziemlich gleicher Höhe liegen und mit ihren unteren Ausläufern in die Längsfibrillen umbiegen. Eine Menge herabsteigender, die Längsfibrillen kreuzender Fasern setzen sich aber tiefer bis zur Stützlamelle fort und dürften grossentheils die Ausläufer der als Stützzellen zu bezeichnenden Elemente sein, deren hier und da vortretende Kerne eine mehr oberflächliche Lage haben. Endlich sieht man in dem Verlauf der Fibrillenzüge eine geringere Zahl grösserer Ganglienzellen (Gz) eingeschoben. Da es mir nicht geglückt ist, die durch die längere Conservirung in Weingeist fest vereinigten Elemente zu isoliren, habe ich das muthmassliche Verhältniss beider Elemente nach Analogie der mir für die *Acalephen*¹⁾ bekannt gewordenen Verhältnisse, welche R. und O. Hertwig so schön auch am Nervenring der *Carmarina* zur Darstellung gebracht haben, zu ergänzen versucht (Fig. 20). Trifft der Längsschnitt das helle

¹⁾ Wenn ich mich in meiner Abhandlung über Polypen und Quallen darauf beschränkte, von einem verdickten, Wimpern tragenden Randkörper-Epithel oberhalb der tieferen Lage von Ganglienzellen und Nervenfibrillen zu reden, ohne die näheren Verhältnisse zu charakterisiren, so dürfte diese kurze Fassung keinen ausreichenden Grund zu der Bemerkung in O. und R. Hertwig's eben erschienener Monographie „Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen“ gegeben haben: „Dagegen ist Claus die nervöse Beschaffenheit des Epithels der Sinneskörper entgangen.“ In Wahrheit wurden von mir dieselben beiden Elemente, wie sie O. und R. Hertwig unterscheiden, in gleicher Weise erkannt und unterschieden, und habe ich beide Zellformen aus dem Epithel der Sinneskörper von *Aurelia* schon im März 1877 in der zoologischen Station zu Triest den Herren Graeffe und Hatschek, nachher in Wien Herrn Grobben nach Präparaten und Zeichnungen demonstrirt. Wie ich am Eingang jener Abhandlung ausdrücklich bemerkt habe, „lag eine eingehende histologische Behandlung nicht in der Absicht der Darstellung und bleibt einer besonderen an einem anderen Orte zu veröffentlichenden Abhandlung vorbehalten, aus der ich freilich hier schon zahlreiche Ergebnisse ohne Bezugnahme auf Abbildungen aufgenommen habe.“ Die kurze Fassung bezüglich jenes Epithels, dessen beiderlei Elemente als Stützzellen und Nervenzellen mir in der That bereits bekannt waren, wie die drei genannten Herren bezeugen werden, berechtigt also keineswegs zu der Folgerung, als sei mir das Verhältniss derselben zu den Nerven entgangen. Die Schwierigkeit in der Beurtheilung der Beziehungen seiner Elemente zu den tiefer liegenden Ganglienzellen, deren Existenz O. und R. Hertwig mit Unrecht bestreiten, war der Grund dass ich mich auf die kurze Erwähnung eines verdickten Epithels beschränkte.

als Achsenstrang bezeichnete Gebilde, so erhält man ein ähnliches Bild, jedoch ohne die senkrecht absteigenden und die Längsfibrillen durchkreuzenden Faserzüge. Wie man sich dann zur Controle an feinen Querschnitten (Fig. 19) überzeugt, ist der Achsenstrang scharf begrenzt und enthält ausschliesslich zarte Längsfibrillen in einer hellen Zwischensubstanz. Es handelt sich dem entsprechend, da ich die Fibrillenzüge des hellen Nervenstranges von den Nervenfibrillen der Umgebung nicht zu unterscheiden vermag, wahrscheinlich um ein Commissurensystem zwischen den verschiedenen Sinnesorganen des Medusenkörpers. Der Querschnitt führt uns auch ein in anderer Beziehung lehrreiches Bild vor. Man gewahrt an demselben zunächst die durch eine starke Verdünnung der Stützlamelle erzeugte rinnenförmige Vertiefung, in welche der Nervenring eingelagert ist und — im Gegensatz zu den sich leicht abhebenden Muskelstraten der Umgebung — vermittelt der Stützfasern seiner Elemente sehr fest an der Skeletlamelle haftet.

Rechts und links vom Nervenring heben sich die grossen, mit heller Flüssigkeit gefüllten Blasen ab, von deren Natur als Zellen (Bz) der regelmässig eingelagerte, von Plasmafäden getragene Kern Zeugnis gibt.

Was die Nervelemente selbst betrifft, so gewahrt man zunächst den Durchschnitt des Achsenstrangs (ASt), welchem an einzelnen Stellen ein länglich ovaler, auch an Längsschnitten nachweisbarer Kern anlagert. Der Inhalt desselben markiert sich in Form punktförmiger, in heller Zwischensubstanz eingelagerter Körpchen, welche die Fibrillenquerschnitte darstellen.

In gleicher Weise markieren sich die Querschnitte der seitlichen Fibrillenstränge innerhalb alveolärer, von den Stützfasern begrenzter Räume. Dazu kommen einzelne tiefliegende Ganglienzellen und die Kernzone des Nervenepithels mit einzelnen mehr oberflächlich gelagerten Kernen, welche zu den Stützzellen gehören dürften. Uebrigens sieht man auch zahlreiche, quer über den Achsenstrang hinziehende Fibrillen, die schon bei schwacher Vergrösserung an Flächenpräparaten sehr deutlich hervortreten und die beiden Fibrillenstränge mit einander in Verbindung setzen (Fig. 21).

Eine bedeutende Verstärkung erfährt der Nervenring unterhalb der Basis der Randkörper, wo die obere der Glockenhöhlung zugewendete Fasermasse durch Aufnahme einer Menge von Ganglienzellen eine Art Ganglion darstellt, welches seiner Lage nach als Radialganglion bezeichnet werden mag (Fig. 41, 43, R G). In der Tiefe des kleinzelligen Epithels liegen zahlreiche grosse Ganglien-

zellen mit rundlichem Nucleus und grossem Nucleolus wie in helle Räume eingebettet. Der Plasmakörper im Umkreise des mehr excentrisch gelagerten Kernes scheint meist mehr als zwei Ausläufer zu bilden, welche hie und da als stärkere Fasern in dem Fibrillennetze verfolgbar sind (Fig. 44). Das Ganglion als das sensible Centrum eines Quadranten der Glocke in Anspruch zu nehmen und mit dem Sinnesorgane des zugehörigen Randkörpers in Verbindung zu bringen, dürfte sowohl wegen der bedeutenden Grösse der Elemente, als wegen der von den Nerven des Randkörpers getrennten Lage etwas gewagt sein.

Die in den Basalabschnitt des Randkörpers eingetretenen Partien des Nervenrings enthalten ausser einer Fortsetzung des hellen Achsenstrangs vornehmlich Faserzüge, welche dem unteren Fibrillenstrang zugehören und von jeder Seite aufwärts in den Randkörperstiel einstrahlen (Fig. 43), wenn allerdings auch an der Basis transversale Fibrillen die Verbindung mit dem an der Subumbrella zurückgebliebenen oberen Fibrillenstrang und dem Radialganglion herstellen. Vielleicht steht das Ganglion in näherer Beziehung zu dem peripherischen Nervenplexus der subumbrellaren Muskelbekleidung und repräsentirt ein reflectorisches Centrum, durch welches die sensoriellen und sensiblen Eindrücke mit der Muskelthätigkeit in Verbindung gesetzt werden.

Auch die peripherischen Theile des Nervensystems bestehen aus Nervenfasern und Ganglienzellen, welche die des Nervenrings an Grösse und Stärke übertreffen. Die vom Nervenringe abgehenden Faserzüge bleiben fast überall isolirte Fibrillen, welche freilich an zahlreichen Stellen hervortreten, auf die benachbarten Muskeln der Subumbrella übergehen und in ihrem Verlaufe zu Ganglienzellen anschwellen. Nur unterhalb der Randkörperbasis markiren sich Bündel von Fibrillen, welche theils durch die Gallertsubstanz der Subumbrella in die Basis des Randkörpers gelangen und als Sinnesnerven zu dem Sinnesorgane des Randkörpers in Beziehung treten, theils einen aufwärts im Schwimmsack emporsteigenden Nerven, den wir als Radialnerven bezeichnen, zusammensetzen (Fig. 43, RN). Die peripherische Ausbreitung von Nerven und Gangliennetzen ist aber eine ausserordentlich reiche und dürfte kaum der entsprechenden der Acalephen an Complication nachstehen. Am besten übersieht man dieselbe an dünnen Theilen der Musculatur oder wie bei *Chrysaora* an solchen Stellen, an welchen die Musculatur unterbrochen ist. Wie ich bereits für *Chrysaora* dargestellt habe, verlaufen die grossen als motorische gedeuteten

Ganglienzellen mit ihren langen fibrillären Ausläufern unter dem Epithel der Musculatur. Für die Craspedoten haben inzwischen O. und R. Hertwig das Verhältniss dieser Elemente in wesentlich derselben Weise sorgfältig dargestellt, und ich kann ein Gleiches auch für *Charybdea* constatiren. Zum Nachweis der grossen Ganglienzellen und zur Verfolgung ihrer im weiteren Verlaufe sich mehrfach theilenden fibrillären Ausläufer erscheint das Muskelepithel der Schirmanhänge nach Osmiumbehandlung besonders geeignet. Man sucht zu diesem Zwecke Partien mit zarten dicht gelagerten Muskelfasern aus und findet dieselben als bald hier und da von starken und feinen Fibrillen quer gekreuzt, in deren Verlaufe sich eine gestreckt ovale Ganglienzelle einschleibt (Fig. 17, Gz). Der Inhalt der letzteren hebt sich von dem der oberflächlichen Myoblasten durch den grossen intensiv tingirten Kern mit glänzenden Kernkörperchen, sowie durch die dunklere bräunliche Färbung des meist nur spärlich vorhandenen Plasmas ab, welches sich an beiden Enden direct in die beiden, anfangs dicken Nervenfasern fortsetzt. Nicht selten findet man wohl auch zwei Kerne in einer einzigen Ganglienzelle, oder zwei Zellen zuweilen von ungleicher Grösse liegen neben einander. Seltener trifft man Ganglienzellen mit drei oder mehr Ausläufern; die spindelförmig gestreckten bipolaren Zellen wiegen bei weitem vor. Mit Hilfe starker Vergrösserung überzeugt man sich leicht von dem Vorhandensein einer flachen aufliegenden Epithelzelle, deren Kern häufig die scharfe Umgrenzung der Ganglienzelle stört. Uebrigens scheinen einzelne Ganglienzellen mit bauchiger Auftreibung bis in die oberflächliche Lage der Myoblasten hineinzureichen, ähnlich, wie solches O. und R. Hertwig für Zwischenformen grosser Sinneszellen und Ganglienzellen dargestellt haben. Was den Verlauf der verschieden starken, sehr langen Fibrillen anbelangt, welche mit Muskelfasern nicht zu verwechseln sind, so fällt derselbe nur selten mit dem der Muskelfasern zusammen; fast immer kreuzen sich mit diesen die Nervenfasern unter verschiedenen Winkeln und gehen durch wiederholte Theilung in feinere Fibrillen über, die sich schliesslich nicht mehr von den Grenzlinien der polygonalen Epithelzellen unterscheiden lassen und wahrscheinlich mit ihren feinsten Ausläufern in der Substanz der Myoblasten enden. Anastomosen zwischen Fibrillen benachbarter Ganglienzellen habe ich nicht mit Sicherheit nachgewiesen, obwohl die Existenz derselben kaum zu bezweifeln ist. Oft aber entsteht der Anschein von Verbindungen benachbarter Nervenfasern dadurch, dass zu-

sammentretende Fibrillen über kürzere oder längere Strecken dicht neben einander verlaufen, bevor sie wieder auseinanderweichen. Auf diese Weise entstehen förmliche Netze von Nervenfasern mit eingeschobenen Ganglien, die jedoch auch durch Anastomosen von Fibrillenausläufern unter einander verbunden sein möchten.

Ungleich dichter erscheinen die Fibrillenplexus mit ihren Ganglien an dem subumbrellaren Randkörperfelde, in dessen untern vorderen Abschnitt die Längsmuskelfasern des Velumbandes, fächerförmig auseinander weichend, einstrahlen. Zwar ist das Feld auch in seinem mittleren und seitlichen Abschnitte nicht ganz von Muskeln frei, indem hier die Endausläufer jener und der angrenzenden Ringfasern der Subumbrella äusserst feine Faserzüge bilden. Dieselben liegen jedoch in der Tiefe des Epithels und stören das Bild der mehr oberflächlich gelegenen, sich nach allen Richtungen kreuzenden und zu stärkeren Faserbündeln zusammentretenden Nervenfasern nicht im Geringsten (Fig. 18, Gz). Es war mir sehr auffallend, an der Musculatur des Velums Ganglienzellen in nur spärlicher Zahl auffinden zu können, obwohl doch hier gerade eine besonders reiche Entwicklung dieser Elemente hätte erwartet werden müssen. Unter solchen Umständen halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass der Ganglienplexus am subumbrellaren Randkörperfeld zum Nervenapparat des Velums gehört, dessen Fibrillenzüge auch auf die mächtigen Muskelzüge der Frenula übergehen.

Uebrigens findet man die motorischen Ganglienzellen nebst Fibrillennetzen sowohl an dem zarten Muskelepithel der Mundarme und der subumbrellaren Lamelle des Magens, als auch an der mächtigen Muskulatur des eigentlichen Schwimmsacks überaus leicht auf. An dem letztern treten nicht nur die als Radialnerven bezeichneten, von grossen spindelförmigen Ganglienzellen durchsetzten Faserbündel auf, welche in die hellen Felder der Radialmuskeln eintreten, sondern eine grosse Zahl vereinzelt oder in schwächeren Zügen die Ringmuskeln quer durchkreuzender und mit Ganglien verbundener Fibrillen, welche freilich wegen der Stärke der quergestreiften Muskelfasern und der Höhe des Muskelepithels ebenso wie am Velum, nicht so deutlich an Flächenbildern hervortreten.

Schwieriger gestaltet sich die Beurtheilung des Verhaltens von Nerven und Muskeln an den Randtentakeln, deren Muskelzellen in Räumen der Gallertsubstanz eingeschlossen liegen. Man erwartet demgemäss auch die Ganglien und Fibrillen zwischen

den Längsfasern der Gallertcanäle und findet in der That auch auf Quer- und Längsschnitten hier und da grössere Kerne, als die der Myoblasten. Leider war es mir jedoch nicht möglich, Sicherheit über die Natur derselben zu erlangen, und es möchte kaum anders als an Isolationspräparaten gelingen, die beiderlei Zellelemente nebst zugehörigen Fibrillen scharf gesondert darzustellen. Auch an der Uebergangsstelle des Schirmlappens in die Tentakel, wo die Längsmuskelfasern und leistenförmigen Längsfalten die noch frei in der Tiefe des verdickten Ektoderms liegenden Stützlamellen bekleiden, habe ich nicht mit Sicherheit die Nervenplexus nachweisen können.

Sinnesorgane.

Was die Sinnesorgane der Charybdeiden betrifft, so wird man neben den als Seh- und Gehörorgane aufzufassenden Randkörperchen berechtigt sein, den über den Nervenring ausgebreiteten Belag von Nervenzellen als Sitz einer feineren Gefühls- und Tastempfindung zu deuten. Vielleicht sind aber auch noch über andere Stellen, wie z. B. an dem subumbrellaren Randkörperfelde Sinneszellen zerstreut. Eine der Trichterplatte der Acalephen an die Seite zu stellende als Geruchsorgan zu deutende Differenzirung habe ich nicht beobachtet. Das Plattenepithel der Randkörper-Nische und ihrer zungenförmigen Deckplatte ist von dem gewöhnlichen Ektoderm nicht eben verschieden, und wenn auch die Bekleidung am Boden jener Nische sehr kleinzellig wird, so habe ich doch keine Anhaltspunkte gefunden, welche berechtigten, dasselbe als Sinnesepithel zu deuten.

Von besonderem Interesse, aber auch keineswegs so einfach und leicht eruirbar ist die Art und Weise, wie die Faserzüge des Nervenringes in den flachen schief conischen Basalabschnitt des Randkörpers, welcher sich doch an der oberen Umbrellarfläche erhebt, hineingelangen. Da der Nervenring, zwischen der Muskulatur eingeschaltet, der Subumbrella aufliegt, so sollte man a priori erwarten, dass die Nervelemente des Ringes, um zum Ektodermbelag des Randkörpers zu gelangen, sämtliche Gewebe der Glockenwand, also die Stützlamelle der Subumbrella, die beiden eventuell zum Gefässhäutchen verwachsenen Entodermschichten und schliesslich die Gallertsubstanz der Umbrella durchsetzen müssten. In Wahrheit aber stellt sich das Verhältniss, zu dessen Feststellung man Serien von Quer- und Längsschnitten nöthig hat, viel einfacher heraus. Die Faserzüge nebst eingeschalteten Ganglienzellen

treten lediglich durch die Stützplatte hindurch, um sogleich im Winkel des oben beschriebenen Nischenraumes zu dem Epithelialbelag an der unteren Fläche der Randkörperbasis zu gelangen. Zum richtigen Verständniss dieses Verhaltens ist es nothwendig voranzuschicken, dass der Boden der Gefässnische, dessen Unterfläche, das subumbrellare Randkörperfeld, der umbrellaren Gallertsubstanz durchaus entbehrt, lediglich aus der einfachen, nach dem Ursprung des Frenulum stark verdickten Stützplatte der Subumbrella besteht, an der Aussenseite freilich vom Ektoderm überkleidet wird, welches sich direct in das Epithel der Seitenwand und Decke des Nischenraumes fortsetzt. In der Flächensicht nimmt man von der unteren oder subumbrellaren Seite aus zwei breite, schwach bogenförmig geschwungene Streifen wahr, die unterhalb der Muskelausstrahlung des Velumbandes zusammenlaufen und das Randkörperfeld zierlich umrahmen (Fig. 41, V St). Es sind das zwei seitliche Verwachsungsstreifen, in welchen das Entoderm des Gefässraumes zu einem dünnen Gefässhäutchen verschmolzen und die Gallertsubstanz der Umbrella mit der Stützlamele der Subumbrella verkittet ist. Für die Richtigkeit dieser Deutung liefert der Querschnitt den sichersten Beweis; man beobachtet die Gefässlamelle und die aufliegende Umbrellargallerte, welche an der Gefässseite von der umbrellaren Entodermlage bekleidet ist, an der entgegengesetzten freien Oberfläche das Ektodermepithel der seitlichen Nischenwand trägt. (Fig. 40 und 40'.) Vorn vereinigen sich beide Gefässplatten zur Bildung des unpaaren, bis zum Rande verlaufenden Verwachsungsstreifens, durch welche der marginale Abschnitt der Gefässtasche in zwei Hälften geschieden wird (Fig. 12, G L). Im Grunde der Nische aber scheinen beide Verwachsungsstreifen zu den Seiten des in den Randkörper eintretenden Gefässes mit breiter Wölbung abzuschliessen.

Zwischen den breiter vorgewölbten Rändern beider Verwachsungsstreifen entsendet die Gefässtasche eine weite trichterförmige Vorstülpung in die Basis des Randkörpers, welche mehr dorsalwärts im Nischengrunde am Anfang der Gallertdecke entspringt. Die Gefässausstülpung steigt nach der Umbrella zu aufwärts empor und bedingt eine tiefe, faltenartige Einbuchtung der Subumbrella am Rande des in die Glockenhöhle flach convex vorspringenden Randkörperfeldes (Fig. 41 F). Somit kommt der Gefässfortsatz in einen flachen sich vorn conisch verjüngenden Vorsprung an der Unterseite der Gallertdecke zu liegen, welcher nichts anderes als der Basalabschnitt des Randkörpers ist und seiner Entstehung nach auf den

hinteren im Winkel der Nische gewissermassen emporgezogenen Abschnitt des subumbrellaren Nischenbodens zurückzuführen ist, welcher durch die obere Wand des Gefässes und die dasselbe umrahmende Fortsetzung der Verwachungsstreifen (Fig. 41, 43, V St') von der dorsalwärts anliegenden Gallertsubstanz der Umbrella vollständig gesondert ist.

Dem entsprechend aber wird es klar, dass der von jeder Seite in die Basis des Randkörpers eintretende Theil des Nervenrings lediglich die einfache Gallerte der Stützplatte zu durchsetzen hat, um zu dem aufliegenden Ektodermbelage derselben zu gelangen, und dass es lediglich die untere, dem Nischenboden zugekehrte Seite des Basalabschnitts der Randkörper sein kann, an welcher der Bogen des Achsenstranges (Fig. 43), sowie die ausstrahlenden Fibrillenzüge ihre Lage haben. Entfernt man das subumbrellare Randkörperfeld und mit ihm den Nischenboden, so gewinnt man ein übersichtliches und zusammenhängendes Flächenbild von dem Durchtritt des Nervenringes und dem weiteren Verlauf seiner Faserzüge unter dem Ektoderm der freigelegten unteren Fläche des basalen Randkörperabschnitts, dessen Stützsubstanz nicht etwa einer Fortsetzung aus der umbrellaren Gallerte entspricht, sondern als Theil der subumbrellaren Stützlamelle zu betrachten ist. Die zur Aussenseite derselben hervorgetretene Partie des Nervenringes würde somit der Lage nach dem oberen Nervenring am Schirmrande der Craspedoten zu vergleichen sein, von dem O. und R. Hertwig für *Carmarina* und die *Geryoniden* nachgewiesen haben, dass Faserzüge desselben die am Ursprunge des Velums auch hier von der umbrellaren Gallerte freie Stützlamelle durchsetzen und mit dem unteren Nervenring in Verbindung treten. Die Abweichung der *Charybdea* würde also im Grunde die sein, dass sämtliche Faserzüge des oberen Nervenringes in den Radien der Randkörper zu dem unteren Nervenring hindurchtreten und daher von jenem nur vier kurze Bogenstücke an der Aussenfläche der Stützlamelle erhalten bleiben. Demnach wird es zugleich in hohem Grade wahrscheinlich, dass die weite Entfernung des Nervenrings und der Randkörper vom Schirmrande kein primärer Charakter ist, sondern in gleicher Weise wie die gesammte, den *Charybdeiden* eigenartige Conformation des Scheibenrandes den Werth einer secundär erworbenen Eigenthümlichkeit besitzt. Die Randkörper, deren Bau mit denen der Schirmquallen so nahe verwandt ist, werden sich auch nach Lage und Ursprung auf den gleichen Ausgangspunkt zurückführen lassen müssen, und es gewinnt in dieser Beziehung

meine schon vor Jahresfrist versuchte Zurückführung der Randlappen auf Abschnitte eines gespaltenen, von Gefässfortsätzen durchzogenen Velums neue Anhaltspunkte.

Ueber die Form und Gestaltung des Randkörpers, an welchem wir ausser dem besprochenen basalen Träger an der Nischendecke einen schlanken Stiel und ein kopfförmig aufgetriebenes Endstück mit den eingelagerten Sinnesorganen unterscheiden, haben bereits Gegenbaur und Fr. Müller eine allgemeine Beschreibung gegeben und übereinstimmend einen engen Stielcanal dargestellt, welcher aus dem trichterförmigen Gefäss des Basalstücks hervorgeht. Querschnitte durch den Randkörperstiel zeigen an der unteren, dem Boden der Nische zugekehrten Stielfläche eine mächtige Verdickung, welche auf die starken, mit Ganglienzellen untermischten Fibrillenzüge der Randkörpernerven zurückzuführen sind. An der Ursprungsstelle des Stieles sind die beiden durch einen schmalen Streifen getrennten Nerven noch stark der Skeletgallerte eingelagert, von der man hier nur die Grenze nach dem Entoderm zu als scharfe Linie erkennt. Nach der mittleren und oberen Partie des Stiels zu wird die Ektodermbekleidung auch an den Seiten des Stiels beträchtlich höher und gewinnt das Aussehen des hohen Geisselhaare tragenden Nervenepithels am Randkörperstiel der Acalephen. Dazu kommt, dass sich an diesen Theilen des Stiels die Nervenfasern mit untermischten Ganglienzellen auch über die Seiten nach der oberen Fläche hinaus breiten und unterhalb jenes Cylinderepithels eine tiefe fibrilläre Lage bilden (Fig. 45). Die Skeletgallerte wiederholt ganz Aussehen und Verhalten der subumbrellaren Stützsubstanz und ist nun auch an der unteren Seite des Stiels bis auf ein ihr eingelagertes Fibrillenbündel (Fig. 45, Fb) nachgewiesenermassen von den Nervenfasern scharf abgehoben, freilich noch stark verdünnt. Wie der hohe Entodermbelag des Stielcanals und dessen ampullenförmiger Erweiterung im Endabschnitt des Randkörpers Cilien trägt, so scheint auch die Oberfläche der hohen Ektodermbekleidung im lebenden Zustand zu wimpern. Wahrscheinlich ist jede Ektodermzelle mit einem Geisselhaar besetzt, da es mir an einem gut gehärteten Exemplare gelang, Reste der Geisselhaare an der Oberfläche des Epithels nachzuweisen.

Nach Gegenbaur soll der Stiel des Randkörpers beweglich und contractil sein, wir würden alsdann wohl eine Lage von Muskelfibrillen an der Oberfläche des Skeletsrohrs zu erwarten und einen Theil der Elemente des Epithels als Myoblasten zu

betrachten haben. In der That nimmt man am Querschnitt auf der Stützlamelle eine Reihe feiner Punkte wahr, die als Querschnitte von Muskelfibrillen gedeutet werden könnten.

Den Kopf des Randkörpers beschreibt *Gegenbaur* „als von unregelmässig viereckiger oder ovaler Gestalt und schräg gestellter Längsachse“. In der That ist derselbe am Ende des Stieles meist schräg und zwar bald nach links, bald nach rechts gestellt, bei jüngeren Exemplaren aber ziemlich genau in der Verlängerung der Längsachse des Stieles gerade nach vorne gerichtet. Es weisen diese Lagenverschiedenheiten auf eine Lagenverschiebung des Kopfes am Ende des Stieles hin, welche mit der Beweglichkeit und Contractilität des letzteren im Zusammenhange stehen würde. Der Gefässraum ist der bedeutenden Auftreibung des kopfförmigen Endabschnittes entsprechend ampullenförmig aufgetrieben, dagegen die Mesoderm-lage ausserordentlich verdünnt und zu einer zarten Stützmembran reducirt, andererseits die Ektodermwand, besonders an den Theilen, welche zu Ocellen umgestaltet sind, mächtig verdickt. Trotz der scheinbaren Unregelmässigkeit in der Form, die theils auf die wechselnde Lage, theils auf Grösse und Altersverschiedenheiten zurückzuführen ist, zeigt der Kopftheil des Randkörpers eine ziemlich bestimmte, beinahe vollkommen symmetrische Gestalt. Man kann an demselben eine kurze obere, eine langausgedehnte untere und zwei ziemlich gleichartige Seitenflächen unterscheiden. An der ersten liegt die Eintrittsstelle des Stieles in einer ringförmigen Vertiefung, während die untere Wand durch die Vorragungen der zwei unpaaren Hauptaugen und an dem nach oben umgebogenen aufwärts gerichteten Ende durch die des Krystallsacks bezeichnet wird. An grossen Exemplaren erscheinen allerdings die beiden Hauptaugen mit ihrer Linse ein wenig nach der einen, der Krystallsack stärker nach der entgegengesetzten Seitenfläche verschoben, so dass die Symmetrie eine geringe Störung erfährt. Den Seitenflächen aber liegt jederseits ein grösseres, langgezogenes¹⁾ und ein kleineres, kürzeres Nebenge auf, die sich beide also rechts und links gleichmässig wiederholen (Fig. 42). Wenn *Gegenbaur* ausser den beiden grossen Augen noch ein drittes

¹⁾ Ein auch *Gegenbaur* und *Graeffe* bekannter Pigmentfleck. Vergl. *Ed. Graeffe*, Beobachtungen über Radiaten und Würmer von Nizza. Zürich 1858, pag. 34, Taf. VIII, Fig. 27. Bei dieser Gelegenheit will ich bemerken, dass schon *Dr. Graeffe* aus der Complication der Sinnesorgane die Nothwendigkeit der Existenz von Nerven ableitete, darin aber irrte, dass er das Stielgefäss für den Randkörpernerven ausgab.

kleineres Auge mit langem Pigmentstreifen und mehrere Pigmentflecken erwähnt, deren Gestalt und Lagerung durchaus unbeständig sei, und diese Unbeständigkeit sogar für die beiden grösseren Augen hervorhebt, so dass sich von den 8 Randkörpern der zwei von ihm untersuchten Exemplare von *Charybdea marsupialis* „kein völlig gleich zusammengesetztes Paar“ gefunden habe, so muss ich dem gegenüber hervorheben, dass ich sämtliche Randkörper nach Form, Zahl und Lage der 6 Augen im Wesentlichen übereinstimmend fand (Fig. 42 a b c d).

Ueber den bruchsackähnlich vorstehenden Krystallsack, dessen Inhalt man dem Otolithen der Hörblasen an die Seite stellt, habe ich bei *Charybdea* Beobachtungen gemacht, welche von denen über *Acalephen* in einigen Stücken abweichen. Nach dem, was mir über die Entstehungsweise der gleichen Gebilde bei *Aurelia* und *Chrysaora* bekannt geworden ist, glaube ich nicht zu irren, wenn ich die Krystalle als Bildungen von Entodermzellen und den vermeintlichen Sack, welchem das hier aus Plattenzellen bestehende Ektoderm auflagert, als Fortsetzung der Stützlamelle betrachte. Für die *Acalephen* lässt sich dies Verhältniss — und meine Beobachtungen befinden sich in vollständiger Uebereinstimmung mit den von O. und R. Hertwig für *Nausithoë* gemachten Angaben — sehr bestimmt nachweisen. Man verfolgt nicht nur die Fortsetzung der Stützlamelle als zartes Häutchen über die Krystallmasse hinaus, sondern überzeugt sich auch an Ephyren und Jugendformen von *Aurelia*, dass jeder Krystall in einer Zelle entsteht, die nach Einwirkung von sehr verdünnter Osmiumsäure im Umkreis des mehr und mehr schwindenden Krystalls als kernhaltiges Bläschen hervortritt, ganz ähnlich wie auch bei den *Craspedoten*, z. B. *Aequorea* und *Tima*, jedes Concrement des Randbläschens in einer freilich dem Ektoderm entstammten Zelle der Bläschenwand seine Entstehung nimmt. Bei *Charybdea* handelt es sich aber in der That um einen wahren Sack, welcher auch nach dem Gefässraume zu durch eine structurlose Wand, um welche sich das Entoderm zurückschlägt, vollkommen abgeschlossen ist (Fig. 42 d). Dazu kommt, dass der Inhalt des Sackes nicht wie bei den *Acalephen* aus unzählig kleinen, dicht gehäuften Krystallen besteht, sondern eine feste zusammenhängende krystallinische Masse von concentrisch strahligem, radiär geklüfteten Gefüge darstellt. Der mächtige Otolith ist demgemäss als einheitliche Bildung aufzufassen, dessen auseinander gesprengte Theilstücke allerdings unregelmässige oder trigonale Begrenzungsflächen

bieten, aber nicht selbstständige Krystalle sind. Auch chemisch unterscheidet sich derselbe von den Krystallen in den Randkörpern von *Aurelia*, *Chrysaora* etc. durch das Verhalten gegen Säuren, indem er von schwachen Säuren, wie Essigsäure, Osmiumsäure nicht angegriffen, dagegen von concentrirter Salpetersäure unter Gasentwicklung gelöst wird. Ueber die Nerven Elemente, welche zu dem Krystallsack in Beziehung stehen, bin ich zu keinem sicheren Ergebnisse gelangt. Die vorgewölbte Fläche ist bis auf die ringförmig eingeschnürte Basis von grossen Plattenzellen überlagert; nur am Grunde werden die Zellen höher und wahrscheinlich sind es diese zu Sinneszellen umgestalteten Ektodermzellen, welche die Perception einer von der Wirkung des Krystallsacks beeinflussten Sinnesenergie vermitteln. Dass durch den freilich nur wenig angeschwollenen Endabschnitt des *Acalephen*-Randkörpers dieselbe Sinnesperception vermittelt wird, kann bei dem ähnlichen Bau nicht bezweifelt werden, und wenn ich für diese seither die Function der Krystallanhäufung ausschliesslich im Zusammenhang mit der anliegenden Pigmentanhäufung beurtheilt und das Randkörperchen von *Aurelia* schlechthin als Auge gedeutet habe, so zeigt wiederum *Charybdea*, deren Randkörper mehrere wohl gesonderte, mit eigenen lichtbrechenden Körpern versehene Augen tragen, dass wir den Krystallsack mit dem zunächst angrenzenden Nervenepithel des Ektoderms als selbstständiges Sinnesorgan zu betrachten haben.

Viel klarer stellt sich das Verhältniss der Nerven Elemente an den als Augen zu deutenden Pigment-Einlagerungen heraus, an deren Oberfläche eine lichtbrechende Linse, tief in das Innere der Pigmentmasse eingesenkt, eine stark convexe Vorwölbung veranlasst. Wie am Krystallsack, so wird auch der Ektodermüberzug der Linse aus dünnen Plattenzellen gebildet, im Gegensatz zu den relativ hohen und kleinen Zellen, welche die übrigen Partien der verdickten Wandung bekleiden und nach der partiellen Bewimperung zu urtheilen, welche die Oberfläche des Randkörperkopfes am lebenden Thiere zeigen soll, Geisselhaare tragen. Die bedeutende Dicke dieser ektodermalen Lage wird aber zum guten Theil durch die tiefer liegenden Fibrillenzüge und Ganglienzellen veranlasst, die sich an verschiedenen Stellen zur Bildung förmlicher Ganglienkerne anhäufen. Dazu kommt, dass jedes Auge auf eine becherförmige Einstülpung der Ektodermwand zurückzuführen ist, in welcher wenigstens an den grossen Hauptaugen eine Linse einwucherte. Von dem speciellen Verlauf der in den

Randkörperkopf eintretenden Faserzüge, welche nach verschiedenen Richtungen durcheinanderlaufen und eine Reihe von sich kreuzenden Faserbündeln zusammensetzen, ist es schwer, eine genaue Vorstellung zu gewinnen. So viel aber lässt sich alsbald feststellen, dass auch für den Verlauf der Fibrillenzüge an beiden Seitenflächen eine gewisse Symmetrie zur Durchführung kommt, wenngleich an einer und zwar der rechten Seitenfläche, welche bei auffallendem Lichte heller (Fig. 42 b) als die linke (Fig. 42 c) erscheint, die Faser-masse im Vergleich zu den Ganglienzellen vorzuwalten scheint.

Die sechs Augen, welche im Ektoderm des Randkörperkopfes eingelagert sind, stimmen nach Bau und Structur im Wesentlichen überein und lassen sich auf gruben- oder becherförmige Einstülpungen des stark verdickten Ektoderms zurückführen, deren Raum peripherisch von einer hellen, lichtbrechenden Substanz, dem Glaskörper, im Centrum aber von einer mächtigen Linse erfüllt wird. Dieselbe ragt mit convexer Fläche nach aussen hervor und wird hier von dem dünnen Plattenepithel überkleidet, weit stärker aber ist ihre hintere Fläche gewölbt. Nach dem angrenzenden, die Zwischenfelder der Augen bekleidenden Epithel, welches zum grössten Theil die Eigenschaften eines Nervenepithels besitzt, ist jedes Auge scharf abgegrenzt, und lassen sich wenigstens die beiden grossen, stark vorspringenden Augen, deren Linsenachsen unter einander einen nahezu rechten Winkel bilden, als grosse kugelige Körper isoliren. Da auch die lichtbrechenden Medien der kleineren paarigen Seitenaugen nach beiden Seiten symmetrisch verschiedenen Richtungen zugekehrt sind, und zwar die vorderen langgestreckten Seitenaugen schräg nach vorn gerichtet sind, die kleineren hinteren dagegen mehr die Flächenstellung einhalten, so erhalten wir einen aus sechs Abschnitten zusammengesetzten Augencomplex, der um so bestimmter einem einheitlichen Sehapparat entspricht, als die zugehörigen Ganglienzellen (an die Ganglienzellen in der Retina der Vertebraten erinnernd) einem gemeinsamen bogenförmigen Ganglienkerne angehören, welcher in dem stark vorspringenden Hinterwulste seine Lage hat (Fig. 42 d H. W. Fig. 43, B g k). Die betreffenden Ganglienzellen zeichnen sich durch die bedeutende Grösse ihres rundlichen Kernes mit glänzenden Kernkörperchen aus und liegen wie die grossen ganz ähnlichen Ganglienzellen des Radialganglions in hellen Räumen eingebettet (Fig. 46, G z). Der feinkörnige Protoplasmakörper lässt mehr oder minder deutlich mehrere Ausläufer erkennen, so dass es sich wohl grösstentheils um multipolare Ganglienzellen

handelt. Zwischen denselben aber finden sich auch kleine, mehr spindelförmige Ganglienzellen mit ebenfalls bläschenförmigem Kern, die, wie es scheint, nur zwei Fortsätze entsenden.

Endlich ist zwischen dem bogenförmigen, seitwärts bis in die Gegend des hinteren kleinen Augenpaares herabreichenden Ganglienkern und dem hinteren Medianauge unterhalb des Epithels eine höchst eigenthümliche Ausfüllungsmasse von Zellen gelagert, welche an die Parenchymzellen von Plattwürmern erinnern, jedenfalls nicht mit Ganglienzellen verwechselt werden können (Fig. 43 und Fig. 48, F M). Die Bedeutung dieser grossen, schön begrenzten Zellen, deren grobgranulirtes Plasma einen verhältnissmässig kleinen Kern umschliesst, erscheint nicht vollkommen klar. Wenn wir jedoch in's Auge fassen, dass die als Stützzellen unterschiedene Formation von Ektodermzellen in der Substanz des gehirnartig angeschwollenen, so complicirt differenzirten Nervencentrums eine grosse Rolle spielt, indem sie durch die Dicke des Ektoderms eine Menge von Fasern entsendet, welche wenigstens physiologisch als eine Art ektodermaler Stütz- oder Binde substanz betrachtet werden können, so werden wir vielleicht geneigt sein, auch den Zellen der Füllungsmasse eine ähnliche Bedeutung beizulegen, zumal es lediglich eine theoretische, in Wahrheit unbewiesene Voraussetzung ist, dass Gewebsformen vom Werthe der Binde substanz ausschliesslich als Mesoderm bildungen entstanden sein könnten. Höchst complicirt aber sind die Faserzüge, welche zum Theil von den erwähnten Ganglienzellen aus, in der Tiefe des Nervenepithels schräg sich krenzend, nach den verschiedenen Augen hin verlaufen und dann im Umkreise der letzteren als eine Art Retina in die radiär gestellten Stäbchenzellen einstrahlen. Um eine Vorstellung von der für den Organismus einer Qualle in der That erstaunlichen Complication dieses mächtigen Nervenapparates zu geben, habe ich ein Bruchstück von einem schrägen Querschnitt durch die Gegend der beiden Seitenaugen des Randkörpers abgebildet, ohne zur Zeit im Stande zu sein, das Detail derselben ausreichend erklären zu können (Fig. 46). Dazu kommt noch die mächtige, von kleinen Ganglienzellen durchsetzte Fibrillenmasse, welche die wenigleich minder hochgewölbte Auftreibung an der oberen Randkörperfläche (Fig. 48, OW) veranlasst.

Wahrscheinlich strahlen die aus dem Stiel eintretenden Nervenfasern grösstentheils in diesen obern und in den bogenförmigen Ganglienkern ein, und laufen von da zu Bündeln in verschiedenen bestimmten Richtungen sowohl nach den Endapparaten

der Sinnesorgane als zu dem oberflächlichen Nervenepithel. In diesem aber scheinen auch wieder die Stützzellen eine grosse Rolle zu spielen, deren Ansläufer zu derben Fasern sich verlängern, welche, wie oben erwähnt, in dem complicirten Nervenapparat gewissermassen die Rolle der Bindesubstanz spielen und wohl auch die schärfere Umgrenzung der die grossen Ganglienzellen bergenden Räume veranlassen möchten. Jedenfalls werden zahlreiche systematisch ausgeführte Schnittreihen in Verbindung mit Zerzupf- und Macerationspräparaten nothwendig sein, um ein endetaillirten Einblick in Verlauf und Zusammenhang der Fasersysteme zu ermöglichen.

Betrachten wir den Bau und die histologische Structur der Einzelaugen, so werden wir wiederum durch eine Complication überrascht, die nicht nur weit über das hinausgreift, was bislang von entsprechenden Sinnesorganen auf dem Coelenteratengebiete bekannt war, sondern geradezu die wesentlichsten Theile des Auges höherer Thiere wiederholt. Einfacher als die beiden grossen Medianaugen und gewissermassen die Entstehungsweise jener erläuternd, erscheinen die paarigen Seitenaugen (Fig. 46, O und O'), welche auf der Stufe der becherförmigen Einstülpung stehen geblieben sind, indem sie als Füllung des Becherraumes eine lichtbrechende, nach aussen vorragende Gallertsubstanz enthalten, dagegen keine wahre Linse gebildet haben.

Bezüglich der Elemente, welche die Wandung des flachen Bechers bilden, so bestehen dieselben aus Pigmentzellen und Stäbchenzellen, welche wie Stützzellen und Nervenzellen des Epithels mit einander wechseln. Ganz entsprechend halten die ersteren eine mehr oberflächliche Lage ein und sind breite, mit braunrothen Pigmentkörnern gefüllte Cylinderzellen, die nur den vorderen Abschnitt der Nervenzellen umlagern. Diese viel längeren Stäbchenzellen bilden eine hohe, unter die Pigmentregion herabreichende Zellenlage, deren rundlich ovale Kerne in mehrere Reihen geschichtet über einander liegen. Ich bezweifle auch nicht, dass die tieferen Kerne einer von der Oberfläche ganz gesonderten Schicht kleiner Ganglienzellen angehören, in welche zunächst die anliegenden Fibrillen der Nerventaserschicht eintreten. Auch die kleinen Augen von *Lizzia* besitzen nach O. und R. Hertwig tiefere Ganglienzellen, die an Macerationspräparaten als kleine sternförmige Zellen mit zahlreichen feinen Ansläufern nachgewiesen wurden und „an der Basis der Sehzellen zu liegen scheinen“.

An den ungleich grösseren Medianaugen dagegen hat sich die Vorderwand der Einstülpung geschlossen und nicht nur eine

äussere epitheliale Bekleidung von dünnen, zarten Plattenzellen, sondern unterhalb dieser eine mächtige Linse erzeugt, welche in die ausgeschiedene Substanz des Glaskörpers eingewachsen, die Hauptmasse zur Füllung der tief ausgehöhlten Becherwand liefert (Fig. 48). Ich war im hohen Grade überrascht, sowohl einen dünnen Zellenbelag als äussere Bekleidung der Linse und der vorderen Becherwand, als auch eine zellige Structur an der Substanz der Linse zu finden, da der linsenartige Körper im Auge von *Lizzia* und *Nausithoë* nach O. und R. Hertwig als Ausscheidung entsteht und als Verdickung des cuticularen Saumes, welcher die Zellen des Auges bekleidet, betrachtet wird. Es würde sich hier also um ein Verhältniss handeln, welches morphologisch dem der kleinen Seitenaugen von *Charybdea* an die Seite zu stellen wäre. In der That ist die Linse der beiden Medianaugen nicht nur aus Zellen gebildet, sondern diese sind zu langen Fasern ausgezogen und zeigen eine Anordnung, welche an die Zusammensetzung der Vertebratenlinse erinnern. Aeusserlich von einer feinkörnigen, ziemlich dicken Kapsel umschlossen, liegen sie im Umkreis der Achse in meridionaler Richtung der Art angeordnet, dass die peripherischen Zellen die bei weitem grösste Länge erreichen, die centralen mit der Annäherung an die Axe kürzer werden und einen geringeren Bogen beschreiben. Die grossen Kerne dieser langen, zugleich etwas gedrehten Zellprismen liegen theils peripherisch, theils in der Tiefe (Fig. 48, Ls). In dem hintern Auge wird die Substanz der Linse von einer knopfförmigen Verdickung des Mesoderms gestützt, welches nebst einem Divertikel des Gefässraumes die Wand des Auges durchsetzt (Fig. 48). Im conservirten Zustande zeigt die Substanz der Linsenzellen eine feinstreifig granulirte Beschaffenheit und ein ziemlich starkes Lichtbrechungsvermögen. Mit Carmin färbt sich dieselbe ebenso wie die wohl durch Ausscheidung der Linsenzellen erzeugte Substanz der Linsenkapsel. Noch schwächer tingirt sich die gelbliche, mit zahlreichen Tröpfchen erfüllte Substanz des Glaskörpers (Glk), welche in ähnlicher Weise als Ausscheidungsproduct der unterliegenden Zellen entstanden ist und als solches von den Pigmentzellen aus Pigmentstreifen in grosser Zahl mit aufgenommen hat (Fig. 48, Pg). Die Wand des Augenbeckers verhält sich im Wesentlichen wie die der kleinern Seitenaugen, doch bildet der obere Abschnitt derselben einen hohen scharf begrenzten Saum, welcher lediglich aus Pigmentzellen besteht und über den Rand der Linse hinausragend, geradezu einer Iris verglichen werden kann.

Wenn die Charybdeiden in der Bildung des Nervensystems an die Hydroidmedusen anschliessen, so vermittelt andererseits der Bau der Randkörper, welche wie die der Acalephen auf modifizierte, zu Sinnesorganen umgestaltete Tentakeln zurückzuführen sind, eine nahe Beziehung zu dem Organismus dieser letzteren grossen Medusengruppe. Bezüglich der Lage der Randkörper in überdachten, vom Schirmrand weit entfernten Nischenräumen haben wir bereits abzuleiten versucht, dass diese Differenz von den Acalephen im Grunde keine so wesentliche Bedeutung hat, da die Ursprungsstelle der Randkörper auch bei Charybdea der Subumbrellarseite des Schirmrandes angehört. Dem Baue nach entsprechen die ebenfalls von Lappenfortsätzen der Schirmsubstanz überwachsenen Randkörper der Acalephen durchaus denen der Charybdea, welche freilich eine weit höhere Differenzierung des Nerven- und Sinnesapparates zur Ausbildung gebracht haben. Auch an dem in einen Nischenraum eingetretenen Randkörper der Aurelia, Pelagia, Rhizostoma unterscheiden wir 1. den auf der oberen Fläche angewachsenen, schräg kegelförmigen Basalabschnitt, 2. den freien Stiel, 3. den freilich nur wenig angeschwollenen Endkopf mit dem Krystallsack und dem freilich einfachen, einer lichtbrechenden Linse entbehrenden Augenfleck. Auch histologisch treffen wir am Querschnitt dieselben Gewebsschichten, und zwar die Elemente des verdickten Ektoderms in mehr gleichmässiger einfacher Gestaltung an. Oberhalb der relativ starken, auf der Stützplatte gelagerten Fibrillenschichte beobachten wir ein sehr hohes Geisselepithel, dessen Elemente an Grösse hinter den entsprechenden der Charybdea weit zurückstehen, dieselben jedoch wiederum der Zahl nach bedeutend übertreffen. Von den Stützzellen abgesehen, die eine mehr oberflächliche Lage einhalten, liegen die kleinen Kerne der hohen, in zarte Stäbchen ausgezogenen Nervenzellen in mehreren Reihen geschichtet. Indessen gehören die theilweise durch bedeutendere Grösse ausgezeichneten tiefen Kerne nicht mehr den Stäbchenzellen, sondern besonderen von der Oberfläche herabgerückten Ganglienzellen an, wie wir sie auch am Randkörperstiel der Charybdea, wenngleich mehr in die Fibrillenschicht selbst herabgerückt kennen gelernt haben. Es handelt sich hier um ein Verhältniss, in dessen Beurtheilung ich den Ansichten O. und R. Hertwig's entschieden gegenüberstehe. Während diese beiden Forscher sämtliche Kerne des geschichteten Nervenepithels auf die Zellen desselben beziehen und demgemäss das Nervensystem der Acraspeden lediglich aus Sinneszellen und der dicken Schicht feinsten Nerven-

fibrillen bestehen lassen, so dass sich die Nervenfaserschicht nur aus den Ausläufern der Epithelzellen zusammensetze, sind nach meinen Beobachtungen, wie bei den Craspedoten, so auch hier eine Menge allerdings relativ kleiner, tief liegender Ganglienzellen vorhanden. Nicht nur der erstaunliche Reichthum von grossen motorischen Ganglienzellen, welche sich als Theile des peripherischen Nervensystems ganz ähnlich denen von Charybdea und der Craspedoten an der Musculatur ausbreiten, auch eine Menge kleiner, mit den Sinnesorganen in näherer Beziehung stehender Ganglienzellen beweisen für das Nervensystem der Craspedoten eine ähnliche histologische Differenzirung und keineswegs eine so viel tiefere, sondern lediglich eine auch im Zusammenhang mit der viel bedeutenderen Grösse modificirte Entwicklungsstufe. In Wahrheit scheint nicht nur der motorische, sondern auch der sensible Ganglienapparat der Acalephen jenen Beobachtern entgangen, und fallen demgemäss auch die Schlüsse, welche aus der vermeintlich einfacheren Gestaltung des Nervensystems auf die viel niederere Entwicklungsstufe der Acalephen den Craspedoten gegenüber abgeleitet wurden. Jedenfalls sind die Charybdeen für das Verständniss des Nervensystems der Acalephen im Vergleich zu dem der Craspedoten höchst bemerkenswerth, repräsentiren aber eine ungleich höher ausgebildete Entwicklungsstufe und stehen durch diese am höchsten unter allen Medusen.

Das Stützgewebe.

Die Gallertsubstanz der Charybdea entbehrt trotz der relativ zähen Consistenz ebenso wie die Schirmgallerte der Cyanea, Pelagia, Chrysaora etc. jeglicher Zellenelemente, wie schon Kölliker¹⁾ berichtet hat. Jene ovalen oder sternförmigen Zellen, welche in so reicher Menge die Schirmgallerte von Rhizostoma, Aurelia und Discomedusa durchsetzen und wie ich hinzufügen kann, im lebenden Organismus unter lebhaften amöboiden Bewegungen ihre Lage verändern und an manchen Stellen nach eingezogenen Fortsätzen in Propagation und Theilung begriffen sind, fehlen hier durchweg.

Um so reicher wird die Gallerte von feinen, an elastische Fasern erinnernden Fibrillen durchsetzt, welche, als Verdichtungen in der Grundsubstanz entstanden, die Rigidität der letzteren wesentlich erhöhen und auch in den festeren Partien derselben am reichsten zur Entwicklung kommen. Netze und membranöse

¹⁾ A. Kölliker, Icones histologicae, 2. Abth., 1. Heft, pag. 99.

Platten, wie wir sie bei *Rhizostoma*, *Cephea* u. s. w. antreffen, treten hier nicht auf.

Die Fibrillen sind überall senkrecht ausgespannt und theilen sich in einiger Entfernung von der ektodermalen Oberfläche der Gallertsubstanz in zwei oder drei feine auseinander weichende Endfasern, an denen sich jedoch oft die Theilung wiederholt. Häufig erscheinen die Fibrillen in Folge der Schrumpfung (in starkem Alkohol, beziehungsweise Faltung der Grundsubstanz wie gedreht oder regelmässig spiral gedreht, im natürlichen Stande sind dieselben dagegen wie straffe Fäden ausgespannt. Am dichtesten gehäuft treten sie unterhalb der Längsfurchen auf, welche sowohl an der äusseren Oberfläche der Schirmsubstanz (Kantenfurchen) als an der entodermalen Seite derselben (Gefässfurchen) zur Erscheinung kommen.

An diesen Stellen convergiren die dichten Fibrillenzüge nach der Richtung der Rinne, welche auf eine Zusammenziehung in der Substanz der Gallerte zurückzuführen sein möchte. Unter der rinnenförmigen Vertiefung, in welche sich die Randkörpernische der *Umbrella* fortsetzt, markirt sich sogar nach der Tinction mit Carmin ein viel intensiver gefärbter, bis zur Mitte der Gefässlamelle reichender Verdichtungs-Streifen der Gallert (Fig. 12, G S), welcher an diesem Orte die Fibrillenzüge fehlen. Man sieht also, dass die äussere und innere Configuration des Medusenkörpers¹⁾ durch besondere Abänderungen in der Beschaffenheit des Gallertskelets mit bedingt wird.

Als verdichtete Grenzlage haben wir auch die oberflächliche structurlose Membran anzufassen, die sich in gleicher Weise viel intensiver färbt, sich auch leicht von der Gallerte abtrennen und isoliren lässt. Uebrigens findet sich auch an der entodermalen Fläche eine ähnliche, wenngleich zartere Grenzmembran, die sich zwar nicht so leicht gesondert darstellen lässt, aber nach der Tinction als intensiver gefärbter Saum scharf abhebt.

Ungleich dichter und fester als die hohe, relativ wasserreiche Gallerte der *Umbrella* erscheint die Stützplatte der *Subumbrella* und ihrer Fortsetzung, des *Velums*. Während hier die elastischen Fibrillenzüge der Schirmgallerte durchaus fehlen, markirt sich auf circulären, dem Verlaufe der quergestreiften Ringmuskeln parallel ausgeführten Querschnitten (Fig. 23, 27), in der dichten,

¹⁾ Ganz Aehnliches wiederholt sich an den Faltenbildungen von *Chrysaora*. Hier markiren sich an der umbrellaren Wand des Magens und der Magentaschen eine Ringfalte und 16 Radialfalten, die lediglich durch die starken Fibrillenzüge der Gallertsubstanz veranlasst werden.

mittelst Osmium dunkler gefärbten Stützsubstanz eine eigenthümliche, senkrecht zum Verlaufe der Muskelfibrillen gerichtete, höchst ausgeprägte Streifung. An manchen Stellen und gerade da, wo die Wirkung der Ringmusculatur eine beschränktere ist, wie unterhalb des Nervenringes und der Radialfasern, fehlt die Streifung ganz oder tritt doch nur undeutlich hervor, dagegen nimmt man hier in der Substanz der Lamelle eine durch zickzackförmige Streifen markirte horizontale Schichtung (Fig. 23) wahr, die weniger deutlich auch in den durch senkrechte Streifung bezeichneten Partien der Stützplatte wiederkehrt. An Flächenbildern treten an Stelle der senkrechten Streifen longitudinale, untereinander parallel, zu den Ringmuskelfasern rechtwinklig verlaufende Linien auf, welche regelmässigen kantigen Vorsprüngen der Substanz zu entsprechen scheinen, nach denen sich die horizontale Schichtung in zickzackförmigen Streifen wiederholt. Es handelt sich somit wohl um eine unter dem Einfluss der Muskelwirkung durch Druck veranlasste Faltung der geschichteten Theilchen. Auch fehlt diese Faltung in der Substanz der senkrechten Erhebungen (Frenula) und insbesondere der Septen (Fig. 27, Sp) der Stützlamelle, welche in den Radien der Kantenwülste durch schmale Gefässplättchen (Gp) mit der umbrellaren Gallert verschmolzen sind und die vier Verwachsungstreifen erzeugen. Ebenso bleibt die Stützplatte des Segels von derselben frei, höchstens dass die dem Muskelbelage zugewendete Lamelle unterhalb der Velumgefässe Andeutungen derselben darbietet.

Es ist überaus bemerkenswerth, dass die hohe Gallerte der Umbrella am Rande der Glocke nicht etwa direct in die Substanz der vereinigten Stützlamelle von Velum und Subumbrella übergeht. Vielmehr erhebt sich die Fortsetzung der letzteren noch über den Glockenrand hinaus auf die obere Fläche (Fig. 40). Färbt man mit Osmium und Carmin, so erscheinen beide verschieden tingirbaren Substanzen nicht nur der Färbung nach gesondert, es bildet auch ein schmaler, ringförmiger Parenchymstreifen, welcher die Gallert senkrecht vom Ektoderm bis zum Entoderm durchsetzt, eine Art Scheidewand. Ihrer Entstehung nach ist dieselbe nichts anderes, als eine verwachsene Gefässfalte, also eine Art Verwachsungstreifen, welcher am Ursprung der Velumgefässe in diese bogenförmig vorspringt und möglicherweise das Rudiment eines obliterirten Ringgefässes vorstellt.

Ausläufer der subumbrellaren Stützsubstanz erstrecken sich in die Magenfilamente und in die Genitalplatten. An den letzteren bilden sie eine regelmässige Reihe von kegelförmigen Zapfen,

mittelst deren jede Genitalplatte wie durch eine Reihe von Stiften am Septum suspendirt ist.

Wiederum verschieden verhält sich die Gallertsubstanz der Schirmklappen. In der Umgebung des Gefässcanals stark verdickt und von zäher Consistenz, sowie von einem dichten verzweigten Fibrillenwerk durchsetzt, wird sie in beiden dünnen Segellappen nach dem Rande zu zarter und an Fibrillen ärmer, dagegen nimmt dieselbe an den Tentakeln mehr die Beschaffenheit der subumbrellaren Stützsubstanz an, färbt sich intensiver und erzeugt keine den Fasern der Schirmgallerte ähnlichen Fibrillen. Die Querringe, die man an der Tentakeloberfläche beobachtet, werden von ringförmigen Lamellen gestützt, in welchen sich die Wand des die Längsmusculatur umschliessenden Mesodermrohres erhebt. Aber auch an der Innenfläche werden ringförmige Blätter erzeugt, um welche sich das Entoderm faltet. Am Längsschnitt (Fig. 25) überzeugt man sich mit Bestimmtheit, dass an der Aussenfläche höhere und niedere Ringfalten ziemlich regelmässig alterniren und dass auch die ringförmigen Verdickungen der Innenseite paarweise zusammengehören. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass diese so mächtig hervortretenden Erhebungen zum guten Theil Folge des Contractionszustandes sind, in welchem der Tentakel des conservirten Objectes zur Untersuchung gelangt, während im Leben, wenn sich der Tentakel zu so ausserordentlicher Länge streckt, die äusseren und inneren Ringfalten flacher werden, beziehungsweise ganz verschwinden.

Entoderm.

Als Entodermbildungen haben wir ausser der gesamten Epithelialbekleidung der Magenöhle und der Gefässräume, sowie der unteren oder oralen Fläche der Mundarme das zarte, beide Gallertlagen vereinigende, als Gefässplatte bezeichnete Zellenhäutchen, sowie das Epithel der Gastralfilamente und der Genitallamellen, endlich das Keimlager im Innern dieser zu betrachten, letzteres freilich unter der Voraussetzung, dass nicht während der Gallertausscheidung ektodermale Zellgruppen als Anlagen der Keimzellen in Entodermfalten eingedrungen sind.

Die Beschaffenheit des Entodermepithels wechselt je nach der besonderen Oertlichkeit ausserordentlich. Im Allgemeinen kann man hervorheben, dass bei den Craspedoten die obere, der Umbrella anliegende Entodermlage aus flachen Zellen, die untere oder subumbrellare Bekleidung aus Cylinderzellen besteht,

ein Unterschied, der zuerst von E. Haeckel für die Geryoniden und Aeginiden beobachtet wurde. Relativ am wenigsten markirt erscheint der Entodermbelag der Gefässtaschen. Die Zellen sowohl des flachen Umbrellarbelages als der höheren Bekleidung der subumbrellaren Stützlamelle enthalten ein körnchenreiches Plasma und sind wohl ausnahmslos Geisselzellen.

Zwischen denselben findet man in grosser Zahl helle, bauchig aufgetriebene Becherzellen, welche an manchen Stellen blasig hervorragen und den blasigen Becherzellen im Ektoderm überaus ähnlich sehen. Dieselben sind mit einer hellen, körnchenhaltigen Flüssigkeit gefüllt, die hier und da an der offenen Mündung hervortritt.

Von besonderem Interesse sind die Abänderungen, welche das Epithel an den Verwachungsstellen erfährt, an welchen die Substanz der Schirmgallerte mit der subumbrellaren Stützlamelle in feste Verbindung tritt, und somit der gastrale Raum zur Obliteration kommt. Im Gegensatze zu den Acalephen und Craspedoten sind die Verwachungsstellen überaus schmale Streifen und daher die den radiären Gefässen der übrigen Medusen entsprechenden Räume, ähnlich wie bei *Lucernaria*, sehr breite Gefässtaschen, deren distaler Abschnitt aber wiederum unterhalb des Randkörperursprungs durch einen bis zum Glockenrande reichenden, etwas breiteren Verwachungsstreifen in zwei Hälften gesondert wird. Wir haben es hier, freilich in höchst beschränkter Ausdehnung, mit genau denselben Geweben zu thun, welche bei den Acalephen als ein ausgedehntes Zellennetz (Köl liker) in der Ebene der Gefässe zwischen denselben in der Gallerte ausgespannt liegt und die Grenze zwischen dieser und der Stützlamelle der Umbrella bildet, bei den Hydroidmedusen oder Craspedoten aber als eine die Unterseite der Umbrella bekleidende Lage von Plattenzellen beschrieben und als unteres Epithel der Umbrella gedeutet werden konnte. Dass dieses zarte Zellenhäutchen eine Entodermbildung ist und als „Gefässlamelle“ den beiden aneinander gepressten Zellenlagen entspricht, habe ich sowohl für die Acalephen unter Hinweis auf Agassiz's Auffassung dargethan, als später für die Siphonophoren und Craspedoten¹⁾ an Knospenquerschnitten direct bewiesen, indem ich zeigte, dass aus dem ursprünglichen Hohlbecherraum der polypenförmigen Medusen nicht durch Ausstülpung, son-

¹⁾ C. Claus, Ueber *Halistemma tergestinum*, l. c. pag. 29—32, Taf. 1. Fig. 10—17.

dem durch Obliteration intermediärer Abschnitte der Gefässapparats der Meduse zur Sonderung¹⁾ gelangt.

Während man auf Querschnitten älterer Medusenknospen und selbst junger, noch festsitzender Medusen beide Entoderm-lagen der Gefässplatte bestimmt erkennt, scheint freilich im ausgebildeten Zustande dieser Nachweis schwieriger. Man glaubt vielmehr eine einfache Schicht von flachen unregelmässigen Zellen zu sehen. An der schmalen Gefässlamelle von *Charybdea* aber gelingt es nicht schwer, sich zu überzeugen, dass in den unregelmässig polygonalen Feldern an vielen Stellen zwei Kerne neben einander oder schräg übereinander liegen, die zumal bei der verschiedenen Höhe ihrer Lagerung darthun, dass es sich um zwei dünne, aufeinander gepresste Zellenlagen handelt. Ein höchst zierliches Bild (Fig. 31 und 32) bieten die eigenthümlichen, Tracheennetzen vergleichbaren Figuren, durch welche die polygonalen Felder, wenngleich nur an manchen Stellen vollständig begrenzt werden. Es sind zahlreiche stiftchenähnliche Verdickungen, welche von der Zellwandung in eine schmale Zwischensubstanz eingreifen, die in der Höhe der aufeinander gepressten Zellenplatten beide Gallertschichten gewissermassen als Kitt verbindet und selbst nichts als intercelluläre Stützsubstanz ist (Fig. 32). Auf den Flächen der Zellplättchen fehlen diese Gebilde durchaus.

Für die *Acalephen* wurde die Gefässplatte, wie bereits erwähnt, von Kölliker²⁾ als „ein dichtes Netz sternförmiger Zellen“ oder als „ein System von Canälchen mit Kernen an Verbindungsstellen“ beschrieben, welches zur Ernährung der wichtigen Muskel- und Nerven-elemente an der unteren Scheibe in Beziehung stehe. Da jedoch für die in einfacher Schicht gelegenen Elemente keine offene Verbindung mit den angrenzenden Gefässen nachgewiesen werden konnte, trug Kölliker Bedenken, dasselbe geradezu als eine Art von Capillargefässen für den Nahrungssaft zu betrachten. Meine eigenen Beobachtungen haben jedoch dargethan, dass eine solche directe Verbindung mit den Wandungen der anstossenden Gefässe besteht, und dass bei *Chrysaora*³⁾

¹⁾ Wie ich sehe, sind inzwischen auch O. und R. Hertwig für die Hydroid-quallen zu gleicher Auffassung gelangt, weichen aber in der Deutung des Ringgefässes ab, welches sie irthümlich als persistirenden Theil der primären Höhle betrachten, während sich in der That das Lumen desselben erst später secundär ausbildet.

²⁾ *Icones histologicae*, Part. II, pag. 109.

³⁾ C. Claus, Studien über Polypen und Quallen der Adria, Taf. XX., Fig. 40, 41.

in der That förmliche Gefässnetze vom Lumen der Gefässtaschen aus in die doppelschichtige Gefässplatte hinein wuchern.

Höher noch als an der subumbrellaren Fläche der Gefässtaschen wird der Entodermbelag im Centralgefäss der Schirmappen, sowie in den Gefässen des Velums (Fig. 22. Ent). Auch hier kehren an manchen Stellen die grossen blasigen Becherzellen wieder, nur spärlich aber kommen Cnidoblasten vor, die sich in grösserer Menge nur an der entodermalen Bekleidung der Gastralimente finden.

Eine ganz andere Beschaffenheit zeigt das Epithel an der subumbrellaren Magenwand, die sich durch bedeutende Dicke und trübkörniges Aussehen, wie durch ihre runzlige Faltung schon dem unbewaffneten Auge abweichend darstellt. Hier sind die Entodermzellen hohe, palissadenförmig nebeneinander gereihte Cylinderzellen mit deutlich ausgeprägtem glänzenden Grenzsaum am freien Ende. Der Inhalt dieses Cylinderepithels besteht aus dicht gehäuften gröberen Körnern, welche das Licht stark brechen, nach Osmiumzusatz sich intensiv bräunen und bei Carminbehandlung sehr stark färben (Fig. 34). Es kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass es sich um aufgenommene Eiweisskörper handelt, und dass das hohe Cylinderepithel der subumbrellaren Magenfläche ähnlich wie das Dünndarmepithel höherer Thiere die Eiweisstoffe resorbirt.

Die Zellenelemente selbst sind keineswegs überall von gleicher Stärke und Form. Manche Zellen erscheinen in ihrem vorderen körnchenfreien Abschnitt stark verjüngt und führen zu den Elementen hin, welche in den Radien der Mundarme die tiefen Magenfurchen und deren Umgebung bekleiden. Auf diese Weise entstehen die vier dunkel umgrenzten schmalen Felder der untern Magenfläche, welche von Fritz Müller für verästelte Drüsen erklärt wurden. In Wahrheit aber beruht der Schein der Verästelung lediglich auf Faltenbildung der Wand.

Diese überaus schmalen Entodermzellen werden in den vier Radien durch eine viel dickere, auch fibrillenhaltige Gallertlage gestützt (Fig. 33) und sind stäbchenförmig gestreckte, an Sinnesepithel erinnernde Cylinderzellen, mit einer höher oder tiefer gelegenen Auftreibung, welche den oval gestreckten Kern umschliesst (Fig. 35 a). Dadurch, dass die Kerne der benachbarten Zellen in verschiedene Ebenen fallen, entsteht der Schein einer Schichtung

(Fig. 35 d), wie denn auch E. Haeckel¹⁾ für die Geryoniden, deren Magenepithel ein ähnliches Verhältniss zu bieten scheint, ein geschichtetes Cylinderepithel als Auskleidung der Magenöhle beschreibt. Nur am Boden der Furche werden die Zellen sehr niedrig. Am freien Pole endet jede Zelle mit stark glänzendem Saume, welcher das lange Geisselhaar trägt und vielleicht einer verdichteten Plasmaschicht entspricht. Von der Fläche betrachtet, nimmt man die Saumscheibchen als mosaikförmig nebeneinander gelagerte Körnchen wahr, zwischen denen hier und da kreisförmige Zwischenräume als Ausdruck einer besonderen Zellform, der bauchig aufgetriebenen Becherzelle hervortreten (Fig. 35 e, Bz). Diese letzteren in grosser Menge über die Magenfläche verbreitet, nehmen sich im Längsschnitt zwischen jenen schmalen Cylinderzellen wie interstitielle, mit heller Flüssigkeit gefüllte Räume aus, entsprechen in Wahrheit jedoch, wofür auch das Bild des Querschnittes spricht, hohen Becherzellen, deren schleimiger Inhalt an manchen Stellen in Form einer mittelst Carmin sich schwach tingirenden Auflagerung hervortritt. Auch gelingt es hier und da an Zerzupfungspräparaten isolirte Zellen aufzufinden, welche wahrscheinlich jungen Becherzellen mit beginnender Verflüssigung des Protoplasmas entsprechen möchten (Fig. 35 e). Mit Rücksicht auf die mächtige Entwicklung des auch an Weingeistexemplaren wohl erhaltenen Geisselwaldes, welchen die zahlreichen dicht gestellten Zellen der vier radialen Magenfelder tragen, ist es nicht unwahrscheinlich, dass hier die Strömung der Säfte besonders lebhaft wird.

Nach der Peripherie der Magenöhle zu enden die canalähnlichen Magenfurchen in einiger Entfernung von der Ansatzstelle des Frenulums blind.

Ob es sich bei diesem lebhaft flimmernden Magenabschnitt um ein Excretionsorgan im Sinne Fr. Müller's handelt, „durch welches eine feine, dunkle Körnchen führende Flüssigkeit nach aussen befördert wird“, oder ob derselbe umgekehrt zur Verdauung der durch den Mund aufgenommenen Nahrungsstoffe in Beziehung steht, wage ich nicht zu entscheiden, da ich lebende Charybdeen nicht beobachtet habe. Indessen ist nicht nur hervorzuheben, dass wir es keineswegs, wie Fr. Müller darstellt, mit einem Canal zu thun haben, welcher die Gallerte durchsetze, dann noch innerhalb

¹⁾ E. Haeckel, Die Familie der Rüsselquallen, Leipzig 1865, pag. 78, Fig. 73 ki. Ebenso irrtümlich wird hier die Gallertlage als circuläre Muskelfaserschicht beschrieben.

des Magenraumes ausmünde und von da in die Rinne des Mundtrichters leite, sondern nur mit einer tiefen Furche der Magenwand, welche mit unregelmässigen, durch die Faltungen dieser verursachten Seitenfurchen in Verbindung steht. Dazu kommt, dass überall die Rinnen der Mundarme nicht ableitende, sondern zuleitende Wimperbewegungen ihres Epithels zu vermitteln scheinen. Ich halte es daher für sehr wahrscheinlich, dass die Nahrungsstoffe, welche bereits durch das reichliche Secret des Mundtrichters verändert sind, in breiig-flüssiger Form durch die Rinnen des Mundtrichters in die Furchencanäle des Magens strömen und von da durch die seitlichen Nebenfurchen auf der Magenfläche in die Blindtaschen der Magenfilamente geführt werden, welche bei *Charybdea* von den Genitalorganen völlig getrennt sind und ihrer Lage nach wie bei keiner anderen *Acalephe* ihre ausschliessliche Beziehung zur Verdauung klar hervortreten lassen.

Wahrscheinlich stehen jedoch die beiden beschriebenen Zellenformen des die Magenhöhle auskleidenden Entoderms weder morphologisch noch physiologisch in unvermitteltem Gegensatz. Nicht nur, dass sich an der Magenfläche überall zwischen breiten, mit Eiweisskörnern gefüllten Cylinderzellen einzelne blasse, stäbchenförmige Zellen zerstreut finden, auch Uebergangsformen beider werden hier und da angetroffen, wie denn wiederum besonders in der Peripherie des drüsenähnlichen Radialfeldes kleine Körnchen in der Basis der Stäbchenzellen leicht nachzuweisen sind. An den centralen Partien der Magenwand, da wo dieselbe in den niedrigen zu einer vierseitigen Scheibe ausgebreiteten Mundtrichter übergeht, nimmt der Entodermbelag in ganzer Ausdehnung den Charakter blasser schmaler Geisselzellen an, welche nur kleine Körnchen und vereinzelte grössere Eiweisskörper enthalten und den granulirten, in jenen Zellen der ersten Form verdeckten Kern leicht erkennen lassen.

An der Fläche des Mundtrichters selbst, dessen entodermale Bekleidung dem Epithelialbelag an der innern oder oralen Fläche der Mundarme entspricht, fehlen die Eiweisskörnchen vollständig. Die schmalen blassen Zellen sind jedoch niedriger als die Stäbchenzellen der radialen Magenfelder und schliessen zwischen sich eine grosse Menge von tonnenförmigen Becherzellen ein, welche einen blassen, feinkörnigen Schleim enthalten. Von der Fläche aus (Fig. 36') sieht man wieder im Umkreise der grossen dicht gedrängten Schleimzellen (Tz), die zierliche Mosaik der freien Zellenenden mit glänzenden Knöpfchen, der Ansatzstelle der

geschrumpften Geissel, die sogar hier und da noch nachweisbar bleibt. Auch die Oberfläche der tonnenförmigen Schleimzelle zeigt einen solchen Vorsprung, der wohl im gleichen Sinne als Geisselinsertion zu deuten sein möchte. Der Kern dieser und der umgebenden schmalen Zellen liegt überall am basalen Ende (Fig. 36), dessen Plasma dichter und körnchenreicher ist. Aber auch die freie Endfläche der Zelle erscheint als dichter Grenzsaum, in dessen Mitte sich hier und da eine dellenartige Einbuchtung markiert.

Noch eine dritte Zellform tritt im Epithel der Mundscheibe und besonders zahlreich in der Nähe des Randes auf, an welchem auch die tonnenförmigen Zellen am dichtesten gehäuft liegen. Es sind Cylinderzellen mit kolbig verbreiterten Enden und concav ausgeschweifter Seitenfläche, deren körnchenreicher Inhalt an der Oberfläche hügelartig hervorquillt und ein mit Carmin sich intensiv färbendes Drüsensecret darstellt (Fig. 36 und 37, k z). Physiologisch handelt es sich wahrscheinlich um die Absonderung eines vielleicht fermentähnlich wirkenden Stoffes, durch dessen Einfluss die Verdauung schon an der Wandung des Mundtrichters eingeleitet wird. Dieser zwischen den Mundarmen eingeschlossene, vor der sogenannten Mundöffnung gelegene Trichter, welcher sich zu einer Scheibe abflachen kann, würde somit in Wahrheit einem Abschnitt des Magens entsprechen, während der Magencavität physiologisch zugleich die Functionen des Dünndarms zukommen, ein Verhältniss, welches auch den bei den Acalephen und insbesondere Rhizostomeen beobachteten Erscheinungen vollkommen parallel geht. Der Entodermbelag der umbrellaren Magenfläche besteht aus viel flacheren, aber relativ breiteren und blasig vorspringenden Zellen, welche einen grossen rundlich ovalen Kern und ein körniges, vacuolenreiches Protoplasma enthalten. Auch das umbrellare Epithel bildet kleine warzige Erhebungen und netzförmige Faltungen nach dem Magenraum, enthält aber niemals die für das hohe subumbrellare Cylinderepithel so charakteristischen Eiweisskörner.

Die wurmförmigen Gastralfilamente endlich tragen auf solider fester Achse von Stützsubstanz ein hohes körnchenreiches Drüsenepithel, in welchem hier und da, besonders dicht aber an dem freien verjüngten Endabschnitt Cnidoblasten eingelagert sind. Von der Stützplatte, welche von Gegenbaur für einen Hohlraum gehalten, von Fr. Müller dagegen richtig als solide Achse erkannt wurde, will ich zur Ergänzung hinzufügen, dass dieselbe keine cylindrische Form hat, sondern, wie man sich am Quer-

schnitt überzeugt, eine dünne breite Lamelle darstellt, die als Fortsetzung der subumbrellaren Gallertsubstanz entstammt, wie ja die gesamte Filamentgruppe der subumbrellaren Magenwand angehört. An der Oberfläche des Epithels, dessen Flimmerhaare nach Fr. Müller am lebenden Thiere eine lebhaft nach der Spitze gerichtete Strömung erzeugen, lagern die Producte der Ausscheidung als unregelmässige Häufchen feinkörniger, hier und da Bläschen und grössere Körner einschliessender Substanz, die an manchen Stellen eine fast continuirliche Bekleidung bildet (Fig. 38, KH). Die Zellen selbst sind hohe, überaus schmale Geisselzellen mit länglich ovalem Kerne und körnchenreichem Protoplasma. Die Geisselansätze markiren sich als regelmässig gelagerte Reihen stark lichtbrechender Körnchen. Uebrigens sind die Elemente des Filamentepithels sehr schwer intact zu isoliren.

Soweit mir solches möglich war, vermochte ich neben feinen stäbchenförmigen Zellen breitere, mehr cylindrische oder bauchig aufgetriebene Zellen, welche den Drüsen entsprechen dürften, zu unterscheiden (Fig. 38, Dz). Die Nesselkapseln, welche unter der Oberfläche zerstreut liegen, sind oval, an beiden Polen zugespitzt und nach Grösse und Form von den übrigen entodermalen Nesselorganen kaum verschieden, während sie den ähnlich geformten des Ektoderms an Umfang nachstehen.

Die Geschlechtsorgane.

Die Genitallamellen, in der bereits oben beschriebenen Weise am oberen Winkel der subumbrellaren Septen dicht unterhalb des Verwachsungsstreifens (Fig. 27, Gp) befestigt, werden in ganzer Ausbreitung von einem hohen cylindrischen Epithelbelag des Entoderms überkleidet. An den Befestigungsstellen, welche durch zapfenförmige, in das Gewebe der Genitalplatte eintretende Ausläufer der septalen Stützsubstanz bezeichnet werden (Fig. 27, 29), erzeugt der entodermale Zellenbelag an vielen Stellen Cnidoblasten, mit Nesselkapseln, die vielleicht erst im Zustande der Geschlechtsreife zur vollen Ausbildung gelangen.

Die Stützsubstanz selbst theilte sich wie auch bei den Acalephen am Aufbau der Gewebe des Geschlechtsorganes, indem sie im weiblichen Geschlecht als Fortsetzung jener Zapfen eine ziemlich flache faserige Achsenplatte (Fig. 27, 28, Ap), bei männlichem Thiere dagegen ein unterhalb des Entodermbelages ausgebreitetes peripherisches Gerüst erzeugt (Fig. 30, Cu), welches

durch verticale Ausläufer ein Fachwerk langgestreckter Gänge bildet. So erhält man bei Betrachtung von der Oberfläche (Fig. 29) das bereits von Fr. Müller dargestellte Bild von einer Lage langer Fächer, die meist regelmässig parallel verlaufen, hier und da aber durch Vereinigung der Fächer auf kurze, zellenähnliche Gänge reducirt sind oder gar „in mäandrischen Windungen verschlungen und mannigfach ausgebuchtet sein“ können. Erst der Querschnitt (Fig. 30) belehrt uns über Bau und Entstehung dieser Canäle und Gänge, in welchen das aus dicht gedrängten Spermatoblasten bestehende Keimepithel eingelagert ist. Im Gegensatz zu dem das Gerüst überkleidenden Entodermepithel, welches aus hohen, hier und da Nesselkapseln (Nk) umschliessenden Cylinderzellen gebildet wird (Fig. 30 Ent.), sind die Spermatoblasten kleine, zackige Zellen mit spärlichem, in feine Erhebungen ausgezogenem Plasmahof und grossem granulirten Kern. Die reifen Samenkörper werden möglicherweise an den früher beschriebenen Lücken (L), welche zwischen den Befestigungsstellen des Septums bleiben, entleert, vorausgesetzt, dass nur hier und nicht auch in der Länge der Fächer durch Dehiscenz der Wandung Oeffnungen entstehen.

Ganz anders nimmt sich das Gewebe der Ovarien aus, an deren Befestigungsrand die Reihen von Zapfen und Lücken in ganz übereinstimmender Weise auftreten. Hier nimmt das Mesoderm eine mehr faserige, lamelläre Structur an und erfüllt die Achse der Ovarialplatte, so dass das Keimlager von beiden Flächen der Stützsubstanz aufliegt. Die Entodermzellen (Fig. 27¹, Ent) zeichnen sich durch ihren verdickten Grenzsaum und stark lichtbrechenden, einem Eiweisskörper ähnlichen Kern aus. Wahrscheinlich spielen dieselben eine wesentliche Rolle bei der Dotterbildung und dem Wachsthum der unterliegenden Eier. Am basalen Ende laufen sie in auffallend lange Stützfasern aus, welche bis zur Mesodermplatte zu verfolgen sind, in die sie ohne Grenze überzugehen scheinen (Fig. 28). Die zwischen gelagerten Zellen des Keimlagers liegen auch der Mesodermachse auf und rücken mit fortschreitender Grössenzunahme auf Kosten der epithelialen Bekleidung der Oberfläche zu. Indem die anliegenden Entodermzellen sich oberhalb der wachsenden Eier mehr und mehr verdünnen, werden im Umkreis der letzteren follikelähnliche Räume gebildet, deren Wandung zuletzt wahrscheinlich an der Oberfläche dehiscirt, so dass das Ei nach aussen gelangen kann. Die jüngsten in der Tiefe gelegenen Eikeime sind kleine Zellen mit spärlichem Plasmahof und grossem homogenen Kern (Fig. 27¹, Ez). Mit fortschreitender

Grössenzunahme wird das Protoplasma körnchenreicher, während sich der Kern in Keimbläschen und Keimfleck differenzirt. Für die grosse Contractilität des plasmareichen Dotters spricht die ausserordentliche Mannigfaltigkeit der Formen, welche jüngere und ältere Eizellen darbieten; überall aber finde ich, dass die dem Epithel zugewendete Plasmapartie des Dotters durch stärkere Lichtbrechung und intensivere Tinction ausgezeichnet ist, ein Verhältniss, welches unmittelbar darauf hinweist, dass die Zufuhr von Substanz unter Vermittlung des auflagernden Entoderm von der Oberfläche erfolgt.

Was endlich die systematische Stellung der *Charybdea* anbelangt, so stehen die Ergebnisse dieser Untersuchungen mit den Ansichten in vollem Einklang, welche ich bereits früher in meiner Abhandlung über Polypen und Quallen der Adria entwickelt habe. Ich kann mich daher an diesem Orte darauf beschränken, den Leser auf jene Erörterungen hinzuweisen, in denen freilich die mangelnde Kenntniss von den Entwicklungsvorgängen der *Charybdeiden* und *Lucernariden* eine grosse, durch spätere Untersuchungen auszufüllende Lücke zurücklässt.

Erklärung der Abbildungen.

Die Buchstaben haben überall folgende Bedeutung:

B z	Blasenförmige (Becher-) Zellen.	M w'	Subumbrellare Fläche der Magenwand.
C g	Communicationsgang zwischen den Gefässtaschen und dem Tentakelcanal.	N b	Bogen am Nervenring.
E k t	Ektoderm.	N f	Nervenfibrillen.
E n t	Entoderm.	N R	Nervenring.
F g	Filamentgruppe.	R	Rinne oder Furchung der Randkörpersnische.
Fr	Frenulum des Magens.	R G	Radialganglien.
Fr'	Frenulum des Velums.	R k	Randkörper.
G	Genitalorgan.	R n	Radialnerv.
G c	Gefässcanal.	R f	Subumbrellares Randkörperfeld.
G F	Gefässfurchung (Gefässfalte).	S	Schwimmsack.
G L	Gefässlamelle oder Gefässhäutchen.	S F	Seitenfurchung.
G T	Gefässtasche.	S G	Schirmgallert.
G S	Gallertsubstanz.	S L	Schirmklappen.
G St	Gallertstreifen.	S w	Seitenwulst.
G z	Ganglienzelle.	St l	Stützlammelle.
K F	Kantenfurchung.	T	Tasche des Schwimmsacks.
K w	Kantenwulst.	T e	Tentakel.
L M	Längsmuskeln.	T k l	Taschenklappe.
M	Muskeln.	T r	Trichterförmiger Raum unterhalb des Schirmklappen.
M F	Magenfurchung.	Vel	Velum.
M T	Magentasche.	V St	Verwachsungsstreifen.
M w	Umbrellare Fläche der Magenwand.		

Taf. I.

Fig. 1. *Charybdea marsupialis* in natürlicher Grösse, von einer der vier Seitenflächen dargestellt, mit abgeschnittenen Randtentakeln.

Fig. 2. Dieselbe von einer der vier Kanten aus dargestellt.

Fig. 3. Die Scheitelfläche der Glocke von der Aussenseite betrachtet. Man sieht in der Tiefe den Magenraum und das Mundkreuz mit den Mundarmen. z Endpunkte der bogenförmigen Verwachsungsstreifen.

Fig. 4. Der Scheitel-Abschnitt der Glocke durch einen Querschnitt von der grösseren unteren Glockenhälfte getrennt, von der Mundseite aus betrachtet. Man sieht in die vier weiten Räume der Gefässtaschen, in deren Grund die Eckzipfel des Schwimmsacks an den Enden (z) des bogenförmigen Verwachsungsstreifens taschenförmig (T) vorspringen. Im Centrum die Mundwülste und Mundarme des Glockenstiels.

Fig. 5. Derselbe Glockenabschnitt in gleicher Lage, von einem kleineren Exemplare, etwas vergrössert. Die vier Streifen an der Magenwand und der Verlängerung des Mundkreuzes, sowie die in gleichen Radien liegenden Längsmuskelsestreifen (L M) an der Subumbrella treten scharf hervor.

Fig. 6. Unterer oder Randabschnitt der Glocke mit dem Velum (Vel) und den vier Randkörpernischen, mittelst Querschnitts vom oberen Glockentheile getrennt.

Fig. 7. Der obere (apicale) Abschnitt einer Gefäßtasche durch einen Querschnitt isolirt, nm das Frenulum (Fr) des Magens, den Taschenraum (MT) des letzteren und die lamellöse Klappe (Tkl) am Eingang in die Gefäßtasche zu zeigen. Ent. Entodermverdickungen in der Tiefe der Gallertleisten, welche in der Verlängerung der Mundarmkanten über die Subumbrellarwand hinziehen. Schwache Loupenvergrößerung.

Fig. 8. Eckstück des Glockenrandes, von der äusseren Velumseite betrachtet nach Entfernung des Schirmlappens, und Tentakel. Man sieht den trichterförmigen Raum (Tr) zwischen Schirmlappenbasis und Velum, die kurzen Communications-canäle (Cg) zweier Gefäßtaschen mit dem Anfang des Schirmiappencanals (Gc), sowie die Gefäßgruppen des Velums b, b' Gefässe des Velums.

Fig. 9. Längsschnitt durch das Endstück eines Kantenwulstes, um den Ursprung des Schirmlappencanals zu zeigen. Starke Loupenvergrößerung.

Fig. 10. Längsschnitt durch die Mitte eines Seitenwulstes mit Randkörper (Rk) und Randkörpernische, nebst dem Frenulum (Fr') des Segels. Vel. SL Subumbrellare Lamelle der Gefäßtasche (GT) mit der Schwimmsackmuskulatur. Starke Loupenvergrößerung.

Fig. 11. Randstück der Glocke von der subumbrellaren Fläche nebst Velum, nach Durchschnitt des entsprechenden Frenulums (Fr'), flächenhaft ausgebreitet, um die Verhältnisse des Nervenrings (NR) zu zeigen, Rf Randkörperfeld, Rn Radialnerv, VSt Verwachsungsstreifen. Man sieht die Muskulatur des Velums und der Subumbrella. Starke Loupenvergrößerung.

Fig. 12. Querschnitt durch die Nischenfurche und das Frenulum Veli. GS. Verdichteter Streifen in der Gallert, GT Gefäßtasche, GL Gefäßlamelle.

Taf II.

Fig. 13. Eckpartie der Magenöhle mit der Filamentgruppe, nach herabgeschlagener Magenwand. Fg. Mw Umbrellares Entodermblatt, Mw' Subumbrellare gefaltete Entoderm lamelle des Magens mit dem hohen Drüsenepithel. Starke Loupenvergrößerung.

Fig. 14. Dieselbe Partie zugleich in Verbindung mit dem angrenzenden Theil der Subumbrella. Die subumbrellare Magenwand ist in natürlicher horizontaler Lage quer durchschnitten. LM Längsmuskelfasern des hellen Radialfeldes mit dem Frenulum, VSt Verwachsungsstreifen, G Geschlechtsorgane, Tkl Taschenklappe.

Fig. 15. Muskelgeflechte im hellen Radialfeld.

Fig. 16. Ektodermepithel der Umbrella. Hart. Syst. VIII, Oc. 3.

Fig. 17. Grosse Ganglienzellen mit Nervenfibrillen am Muskelepithel des Schirmlappens. Gz Ganglienzellen, LM die unter denselben verlaufenden Längsmuskelfasern. Hart. Syst. VIII, Oc. 3.

Fig. 18. Epithel des subumbrellaren Randkörperfeldes mit den grossen Ganglienzellen und den Nervengeflechten. Gleiche Vergrößerung.

Fig. 19. Querschnitt durch den Nervenring nebst Stützlamelle und Entoderm. A St Achsenstrang, M Querschnitte der hohen Muskelfasern, Bz Blasen zellen, Nz Nervenzellen. Gleiche Vergrößerung.

Fig. 20. Längsschnitt durch den Nervenring. Nf Nervenfibrillen des Längsstrangs, Nz Nervenepithelzellen, Gz tiefe Ganglienzellen, St Stützlamelle der Subumbrella, Ent Entodermzellen.

Fig. 20'. Wahrscheinliches Verhalten der Stützzellen und Nervenepithelzellen. Stz Stützzelle mit dem basalen Ansläufer.

Fig. 21. Nervenring von der Oberfläche betrachtet unter schwacher Vergrößerung. Hart. Syst. V, Oc. 3 e. T. Bz Blaszellen, ASt Achsenstrang, UN unterer Theil des Nervenringes, ON oberer Theil des Nervenringes, M Angrenzende Ringmuskeln der Subumbrella.

Taf. III.

Fig. 22. Querschnitt durch ein Velumgefäß, mit dem höheren Epithel an der unteren, dem Muskelepithel ME zugewendeten Seite. Hart. Syst. VIII, Oc. 3.

Fig. 23. Querschnitt durch die Subumbrella unter sehr starker Vergrößerung, Hart. Syst. IX, Oc. 3. RM quergestreifte Ringmuskelfasern, StL Stützlamelle mit der eigenthümlich geschichteten, zickzackförmig gestreiften Structur.

Fig. 24. Stück eines Querschnittes durch den Randtentakel. Hart Syst. VIII, Oc. 3 e. T. M Querschnitte der in Räumen der Stützsubstanz eingelagerten Längsmuskeln, iL innere Ringlamelle der Stützsubstanz, äL äussere Lamelle derselben, Nk Anlagen von Nesselkapseln.

Fig. 24'. Querschnitt durch die mit Längsmuskeln gefüllten Räume der Stützsubstanz, um die Kerne der Muskelzellen zu zeigen (k). Hart. Syst. IX, Oc. 3.

Fig. 25. Längsschnitt durch den Randtentakel. Hart. Syst. VIII, Oc. 3 e. T.

Fig. 26. Cnidoblasten und deren Producte. a Rundliche, an beiden Polen zugespitzte Nesselkapsel in ihrer Nesselzelle aus einem Nesselwulst der Oberfläche. a' jugendliche Cnidoblasten mit der Anlage der Nesselkapsel im Innern der Zelle. Die Anlage ist eine ovale, helle Flüssigkeitsansammlung, in welcher ein homogener, allmählig grösser werdender Körper auftritt, der zuletzt einen guten Theil der ersten füllt (Fig. 24, Nk) und zum Nesselorgan wird. b Grosse ovale Cnidoblasten mit reifem Nesselorgan und Cil nebst den 6 zur Fixirung dienenden Strängen, welche sich an die membranöse Hülle befestigen. c. Kleine ovale Nesselkapsel b und c von der Tentakeloberfläche.

Fig. 27. Querschnitt durch einen Verwachsungsstreifen der Gefässtasche mit dem Gefässplättchen Gp. Man sieht, wie die Stützlamelle (StL) der Subumbrella sich zu einem verticalen Septum erhebt, von dessen Seite Fortsätze entspringen, welche in das Ovarium eintreten. Ap faserige Achsenplatten derselben, welchen das Keimepithel aufliegt. Hart. Syst. VII, Oc. 3.

Fig. 27'. Zellelemente aus dem Ovarium. Ez Eizellen, Ent Zellen der epithelialen Bekleidung, deren faserige Ausläufer durch das Keimlager bis zur Achsenplatte hindurch treten. Hart. Syst. IX, Oc. 3

Fig. 28. Querschnitt durch die Ovariallamelle. Hart. Syst. VIII, Ap Achsenplatte. Die Eier stecken in Höhlungen unterhalb der verdünnten Entodermzellen.

Fig. 29. Ein Stück der beiden Hodenlamellen des männlichen Geschlechtsorganes in der Länge des Verwachsungsstreifens Vst, von der Fläche aus dargestellt. Man sieht zu beiden Seiten des letzteren die conischen Fortsätze der Stützsubstanz von Entodermzellen und unreifen Cnidoblasten bekleidet, zwischen diesen zur Befestigung der Blätter dienenden Fortsätzen die langgestreckten Lücken (L) und rechts und links die transversalen, mit Spermatoblasten gefüllten Fächer des Hodens (H), Fw Fächerwandung. Hart. Syst. VII, Oc. 3 e. T.

Taf. IV.

Fig. 30. Querschnitt durch eine Hodenlamelle und die transversalen mit Spermatoblasten (Sp) gefüllten Fächer derselben. Cu cuticulare Wand derselben (Stützsubstanz). Nk Nesselkapsel im Entoderm. Hart. Syst. IX, Oc. 3 e. T.

Fig. 31. Die Zellen des Gefässhäutchens (Verwachsungsstreifen) mit körnigen oder stäbchenförmigen Verdickungen der Cuticula und der intercellulären Gallerte. Man sieht an vielen Stellen die Kerne beider verschmolzener Zellenblätter dicht nebeneinander. Hart. Syst. VIII, Oc. 3 e. T.

Fig. 32. Ein kleineres Stück des Gefässhäutchens unter stärkerer Vergrößerung. Hart. Syst. IX, Oc. 3.

Fig. 33. Querschnitt durch die Magenfurche in einem Radius des Mundkreuzes mit dem nach aussen vorspringenden Gallertwulst, welcher sich in die Kante des Mundarmes fortsetzt. MF Magenfurche.

Fig. 34. Cyliinderepithel der subumbrellaren Magenwand mit Eiweisskörperchen gefüllt. Hart. Syst. IX, Oc. 3.

Fig. 35. Hohes Geisselepithel von stäbchenförmig gestreckten Zellen mit grossen eingelagerten Becherzellen (Bz) aus der Region der Magenfurchen. a Stäbchenförmige Zelle mit Geisselhaar. b Breitere, mehr cylindrische Zelle. c Vergrösserte Zelle mit Vacuole (beginnender Verflüssigung des Inhalts), wahrscheinlich junge Becherzelle. d Epithelstück frei von Becherzellen im Längsschnitt. e Solche mit Becherzellen. Hart. Syst. IX, Oc. 3 e. T.

Fig. 36. Entodermepithel aus der Gegend des Mundtrichters und der Armscheibe im Längsschnitt. Die Kerne liegen in einer einzigen Schicht an der Basis der Zellen, Tz tonnenförmige Becherzelle mit hellem schleimigem Inhalt, Kz schmale nach beiden Enden verbreiterte Drüsenzellen mit körnigem, intensiv tingirbarem Inhalt, der an der Oberfläche hügelartig hervorragt.

Fig. 36'. Ein Stück dieses Epithels in Flächensicht. Ansser den beiden Formen von Drüsenzellen markiren sich die Grenzsäume der schmalen Cylinderzellen (Geisselzellen), welche den Rand der Becherzellen bedecken. Hart. Syst. IX, Oc. 3.

Fig. 37. Die zu einer Scheibe ausgebreiteten Mundarme, von denen drei dorsalwärts umgeschlagen sind. Man sieht die Armrinnen AR des Mundarmes MA, sowie die vier Mundlippen ML.

Fig. 37'. Entodermepithel aus der Randgegend der Armscheibe. Die beiden Drüsenelemente wiegen den schmalen Cylinderzellen gegenüber bei weitem vor; in Flächensicht und optischem Durchschnitt.

Fig. 38. Von dem Endabschnitt eines Magenfilamentes. Sts Stützsubstanz der Axe, KH Körnchenhaufen an der Oberfläche, aus den Drüsenzellen Dz, die in grosser Zahl zwischen den stäbchenförmigen Geisselzellen verbreitet sind, ausgeschieden, Nk Nesselkapseln. Hart. Syst. IX, Oc. 3.

Fig. 39. Radialschnitt durch den Schirmrand. StL Subumbrellare Stützlamelle von Velum und Schwimmsack, Gs Gallertsubstanz der Umbrella, Pl Parenchymlamelle (Entodermfalte), welche beide oberhalb des Glockenrandes abgrenzt, ME Muskelepithel, M (Querschnitte der Ringfasern, Ent Entoderm der Gefäss tasche. Hart. Syst. VIII, Oc. 3.

Fig. 40. Querschnitt durch das vordere, von der Muskelausstrahlung des Frenniums bekleidete Randkörperfeld. B Boden der Randkörpernische, aus der verdickten subumbrellaren Stützlamelle gebildet, Sw Seitenwand der Nische aus umbrellarer Gallertsubstanz, welche den Seitentheilen jener mittelst der Gefässlamelle GL aufliegt, GT Gefäss tasche, Ent. Entoderm derselben.

Fig. 40'. Querschnitt von der vordern Partie des Randkörperfeldes. Nur ein seitliches Stück ist dargestellt. Die Stützlamelle ist bedeutend dünner als in der vorderen Gegend.

Fig. 41. Randkörperfeld (Rf) von der subumbrellaren Fläche betrachtet. VSt Verwachsungsstreifen an jeder Seite des Feldes, RM Ringmuskeln, VSt' Verwachsungsstreifen (Gefässhäutchen) an der Randkörperbasis, MFr' Muskeln des Velumzügels, RG Radialganglion, F Falte am Anfang des Randkörperfeldes. Schwache Vergrößerung.

Taf. V.

Fig. 42. Der Kopfabschnitt des Randkörpers mit den 6 Augen und dem etwas asymmetrischen Krystallsack von verschiedenen Flächen aus betrachtet, unter schwacher Vergrößerung.

- a) Von der unteren Fläche aus dargestellt. Krs Krystallsack, O Vorderes Seitenauge, O' hinteres Seitenauge, VA vorderes Medianauge, HA hinteres Medianauge.
- b) Die linke, bei auffallendem Lichte dunkle Hälfte ist dem Beschauer zugewendet.
- c) Die rechte Fläche mit dem hellen Felde nach oben gekehrt. z zipfelförmige Erhebung an der rechten Seite des Krystallsacks.
- d) Medianer Längsdurchschnitt durch den Randkörper, OW Wulst der oberen Wand, HW hintere untere Wand.

Fig. 43. Randkörper im Zusammenhang mit dem Nervenring und der Subumbrella von der ventralen Fläche aus dargestellt. Rf abgeschnittenes Randkörperfeld, RG Radialganglion, Rn Radialnerv, Ent Entodermepithel; im Basalabschnitt des trichterförmigen Gefässraumes, VS' Verwachsungsstreifen, welcher denselben umrahmt, St Stiel des Randkörpers mit Ektoderm, Gallertlamelle und Entodermbekleidung des Gefässcanals. Man sieht einen Theil des Nervenrings durch die Stützplatte an die Ventralseite der Randkörperbasis emporgerückt, der Achsenstrang beschreibt einen flachen Bogen, die Nervenfasern steigen rechts und links aufwärts zum Randkörperstiel empor. Hart. Syst. V, Oc. 3 e. T.

Fig. 44'. Grosse Ganglienzellen des Radialganglions in der Tiefe eines kleinzelligen Epithels. Hart. Syst. IX, Oc. 3.

Fig. 45. Querschnitt durch den obern Abschnitt des Randkörperstiels. Das Ektoderm ist ein hohes einschichtiges Nervenepithel, unter welchem die von der Ventralseite ausgehenden Nervenfibrillen mit Ganglienzellen Gz verlaufen. Die Gallertsubstanz ist jetzt an der Ventralfläche von der Nervenlage scharf gesondert, bis auf ein in der Gallert gebliebenes isolirtes Bündel von Fibrillen. (F b).

Fig. 46. Schräger Querschnitt durch die Gegend der beiden seitlichen Augen. O vorderes, O' hinteres Seitenauge, Gz grosse Ganglienzellen des bogenförmigen Ganglions, Retf Retinafasern des vorderen Seitenauges in die Körner- und Stäbchenschicht umbiegend, StL Stützlamelle, Ent Entodermbekleidung. Hart. Syst. IX, Oc. 3.

Fig. 47. Elemente des Seitenauges. Pz Pigmentzellen, Nz Stäbchenzellen, Gz kleine Ganglienzellen (Körnerschicht) in die Fibrillen umbiegend. Hart. Syst. IX, Oc. 3.

Fig. 48. Längsschnitt durch den Kopf des Randkörpers. Aw Augenwand, Ir Irisartiger Pigmentsaum derselben, Ls Linse, Lk Linsenkapsel, Glk Glaskörper, Pgs Pigmentstreifen in demselben, FM Füllangsmasse grosser Zellen zwischen dem bogenförmigen Ganglion und dem hinteren Medianauge.



S t u d i e n
über
Entwicklungsgeschichte der Anneliden.

Ein Beitrag zur Morphologie der Bilaterien.

Von

Dr. Berthold Hatschek.

Mit 8 Tafeln und 19 Holzschnitten.

Der Ausgangspunkt der vorliegenden Arbeit lag in theoretischen Betrachtungen, die sich zunächst an meine erste Arbeit über Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren knüpften. Ich habe diesen Fragen, welche sich zumeist auf die Bedeutung des metamerischen Baues und auf die morphologische Erkenntniss und Vergleichung der einzelnen Organe der metamerischen Thiere bezogen, einige eingehendere Untersuchungen gewidmet. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen — von denen die erste über Entwicklungsgeschichte von *Criodrilus* im Jahre 1876 in Linz a. d. Donau, die zweite über Metamorphose von *Polygordius* in den ersten Monaten des Jahres 1877 in Triest vorgenommen wurde — sind in dem ersten Theile dieser Arbeit in rein descriptiver Weise behandelt.

So wie theoretische Betrachtungen den Ausgangspunkt dieser Arbeit gebildet haben, so sind wieder theoretische Folgerungen und neue Gesichtspunkte das wesentliche Ergebniss derselben. Den theoretischen Betrachtungen ist in dem zweiten Theile dieser Arbeit eine Reihe von Capiteln gewidmet. Einige derselben enthalten Auseinandersetzungen, die sich direct an die zu Anfang der Untersuchung aufgeworfenen Fragestellungen knüpfen. Andere wieder behandeln Fragen, die erst im Verlaufe der Untersuchung sich entwickelt haben, es sind Folgerungen aus neu beobachteten Thatsachen, die oft unerwartet und überraschend genug sich darboten.

I. Theil.

Beobachtungen.

A. Ueber Entwicklungsgeschichte von *Criodrilus*.

Die Cocons von *Criodrilus* fand ich in grosser Menge am überschwemmten Ufer stehender Gewässer, welche abgeschnürten Donauarmen ihre Entstehung verdanken. Die sehr bedeutende Anzahl der Cocons, verglichen mit der Häufigkeit der Würmer, lässt mich vermuthen, dass ein Wurm viele Eikapseln während kurzer Zeit producirt.

Die Cocons von *Criodrilus* zeichnen sich durch ihre bedeutende Grösse vor denen aller anderen *Oligochäten* aus. Sie bestehen wie jene aus einer pergamentartigen Hülle, welche in Farbe und Beschaffenheit der Hülle der *Nepheliscocons* sehr ähnlich ist, und aus einem eiweissartigen Inhalt, in welchem sich die einzelnen Eier eingebettet finden. Die Gestalt der Cocons ist langgestreckt spindelförmig; an dem einen Ende, welches sich rasch verjüngt, ist die Wandung zu einem kurzen platten Ende zusammengedrückt, welches wie abgeissen scharf abschliesst; das andere Ende des Cocons ist in einen langen, immer dünner werdenden, unregelmässigen Faden ausgezogen, der kein Lumen mehr enthält; mit letzterem sind sie meist an Wasserpflanzen befestigt. Die Cocons sind oft von Federspuldicke und erreichen ohne den fadenförmigen Fortsatz bis 5 Centimeter Länge. Die einzelnen Cocons enthalten eine grössere Anzahl, wohl meist über 30 Eier; von diesen kommen nicht alle zur Entwicklung; doch enthalten die meisten Cocons in den weiteren Stadien über 5 Embryonen, man findet aber auch solche mit bloss einem und dann ungewöhnlich grossen Embryo neben abgestorbenen anderen Entwicklungsstadien, andere wieder, die bis 20 junge *Criodrilen* enthalten.

Die Eier von *Criodrilus* ähneln in Bezug auf ihre Grösse und die Beschaffenheit ihres Protoplasmas denjenigen von *Lumbricus*. Auch die Furchung und Keimblätterbildung verläuft in ähnlicher Weise. Leider habe ich eine genauere Untersuchung der ersten Entwicklungsperiode nicht vorgenommen. Ich hatte in Mitte des Juni 1876 die Cocons in grösserer Menge gefunden, und wendete mich sogleich demjenigen Theil der Entwicklung zu, der mein besonderes Interesse erregte. In der Hoffnung die ersten Stadien auch später noch in genügender Menge zu erhalten, versäumte ich hiervon genügende Abbildungen anzufertigen. Zu Ende des Juni konnte ich aber keine frühen Stadien mehr auffinden.

Aus diesem Grunde verzögerte ich die Veröffentlichung meiner Untersuchung, in der Hoffnung, im nächsten Sommer die Lücken derselben auszufüllen. Ich ward aber im Sommer 1877 insbesondere durch andere Untersuchungen hieran verhindert. So umfasst die vorliegende Untersuchung nur einen Theil, freilich, wie mir dünkt, den interessantesten dieser Entwicklungsgeschichte und auch gerade denjenigen, welcher durch besondere Eigenthümlichkeiten der Entwicklungsweise der Untersuchung die günstigsten Verhältnisse darbietet. Ich will aber hier in Kurzem einige Bemerkungen über die erste Entwicklungsperiode vorausschicken.

Die Furchung ist eine inäquale. Das Ei zerfällt zuerst in eine grössere und eine kleinere Furchungskugel. Das nächste Stadium besteht aus 3 Furchungskugeln, die alle in der Grösse untereinander verschieden sind. Auch in den weiteren Stadien, welche eine Furchungshöhle enthalten, ist die eine Seite durch geringere Anzahl grösserer Zellen von der anderen kleinzelligeren Seite zu unterscheiden. Schon im Szelligen Stadium konnte ich eine bilateral-symmetrische Anordnung der Elemente constatiren. In späteren Stadien sind die schon zahlreicheren Zellen noch immer in einfacher Schicht um die Furchungshöhle gelagert, nur zwei Zellen liegen nach innen zu, von der Oberfläche ausgeschlossen. Diese Zellen scheinen mir die Mesodermanlage zu bilden. Die Lageveränderung der Mesodermzellen, das Hineinrücken von der Oberfläche in die Tiefe geht der als Gastrulabildung zu bezeichnenden Einstülpung des Entoderms der Zeit nach voran; es ist deshalb sehr schwierig zu entscheiden, von welchem der sogenannten zwei primären Keimblätter das Mesoderm abstamme, da dieselben im Stadium der Mesodermbildung weder in ihren Lagebeziehungen, noch in ihren Grössenverhältnissen genügende Anhaltspunkte zur Unterscheidung bieten. Wenn dann nach Ablauf eines Processes, der zwischen Einstülpung und Umwachsung die Mitte hält, durch die Differenz der Lagebeziehungen der eine Theil der Zellen als Ectoderm, der andere als Entoderm sich erweist, so sehen wir, dass gerade die drei grössten Zellen der embryonalen Anlage dem Ectoderm angehören. Man kann sich nun über die Verhältnisse des Embryo in Bezug auf die späteren Körperseiten ganz gut orientiren. Das Vorderende wird von den drei grossen Ectodermzellen gebildet, hinter denselben liegen die Zellen des Entoderms an der Bauchfläche frei zu Tage, während die Rückenfläche und die Seitenflächen vom Ectoderm bedeckt sind; am Hinterende liegen zwischen

Ectoderm und Entoderm in der Tiefe die zwei Zellen des Mesoderms, je eine der rechten und linken Körperseite angehörend, und in der Medianebene einander berührend. In den weiteren Stadien überwächst das Ectoderm, von hinten nach vorne vorschreitend, allmählich das Entoderm. Die ursprünglich weite Gastrulamündung, welche die ganze Bauchfläche eingenommen hatte, schliesst sich allmählich bis zu ihrem vorderen Rande hin, der von den drei grossen Ectodermzellen gebildet wird. Die Entodermzellen sind nun in einer einfachen Schichte um einen centralen Punkt angeordnet, ein Darmlumen ist aber nicht vorhanden. Auch das Ectoderm ist eine durchwegs einfache Zellschicht. Alsbald aber wird von der den Embryo umgebenden eiweissartigen Flüssigkeit ins Innere desselben aufgenommen, und es werden hiedurch wesentliche Veränderungen bewirkt.

Die Aufnahme der Nahrung erfolgt durch eine Oeffnung, welche sich an der ventralen Fläche befindet und nach vorne von den drei grossen Ectodermzellen begrenzt wird. Diese Oeffnung entspricht also der Lage nach vollkommen dem letzten Reste des Gastrulamundes; ob sie neu entstanden oder direct von ersterer abzuleiten ist, ist schon deshalb schwer zu entscheiden, weil diese Oeffnung selbst bei älteren Embryonen im Zustande der Contraction sich der Beobachtung entzieht. Von dieser Oeffnung aus dringt die Nahrung bis in die Mitte des Embryo, wo die Entodermzellen spaltförmig auseinanderweichen. Zugleich füllen sich die Entodermzellen mit einer Menge feiner Eiweisströpfchen. Schon während der Schliessung des Gastrulamundes haben die zwei Mesodermzellen begonnen, sich zu vermehren und haben jederseits eine einfache Reihe von Zellen geliefert, die, in den Seitentheilen des Embryo gelegen, bis zu den drei grossen vorderen Ectodermzellen sich erstrecken.

Durch weitere Nahrungsaufnahme wird das spaltförmige Darmlumen bald zu einer rundlichen Höhlung ausgedehnt, um welche die Entodermzellen in einer einfachen Schichte regelmässig angeordnet sind. Wir wollen den Embryo auf diesem Stadium (Fig. 1 u. 2) genauer in's Auge fassen. Das Ectoderm besteht noch aus grossen, nach aussen rundlich vorspringenden Zellen. Drei grosse Ectodermzellen (Ec), die am Vorderende des Embryo liegen, zeichnen sich durch ihre hervorragende Grösse und ihre Beschaffenheit vor den anderen Ectodermzellen aus. Von diesen 3 grossen Ectodermzellen sind die zwei ventralen symmetrisch zu beiden Seiten der Mittellinie die unpaare dorsale in der

Mittellinie selbst gelegen. Die zwei ventralen Zellen begrenzen unmittelbar die Mundöffnung, sie bilden deren vordere Begrenzung, während die hintere Begrenzung von den kleineren Ectodermzellen gebildet wird. Die Mundöffnung, die nach aussen von einem Kranze von Ectodermzellen umgeben ist, auf welchen nach innen sogleich ein Kranz von Entodermzellen folgt, führt unmittelbar in die Darmhöhle. Die Anordnung des Mesoderms wird unsere Aufmerksamkeit besonders in Anspruch nehmen. Wir sehen dasselbe in zwei Zellreihen angeordnet, welche symmetrisch in den Seitentheilen zwischen den primären Keimblättern des Embryo liegen. Diese Zellreihen sind nach hinten durch die zwei grossen Mutterzellen oder Urzellen des Mesoderms abgeschlossen. Diese liegen am hinteren Ende des Embryo und berühren einander in der Medianebene: sie haben ihre Lage von dem Stadium der Einstülpung an beibehalten. Die Mesodermzellreihen erstrecken sich bis in das vordere Ende des Embryo, wo sie an die zwei seitlichen der drei grossen Ectodermzellen stossen. Die reihenweise Anordnung der Mesodermzellen leitet die Bildung von zwei langgestreckten Mesodermstreifen ein, welche später in die Ursegmente des Mesoderms zerfallen. Ich will die Mesodermzellreihen schon jetzt als „Mesodermstreifen“ bezeichnen.

In der bisherigen Terminologie spielte die Bezeichnung „Keimstreifen“ eine grosse Rolle: man verband aber ganz willkürlich sehr verschiedene Begriffe mit diesem Namen; das einmal wurden die Mesodermstreifen des Embryo, so genannt, dann wieder die Anlage des Bauchstranges, der Bauchganglienkette (des Medullarrohres bei den Wirbelthieren, oder gar auch Mund und oberes Schlundganglion mit einbezogen, so dass in einem Falle nur bestimmte Organanlagen des Embryo, in dem anderen Falle alle wesentlichen Organe des Rumpfes, oder gar des gesamten Leibes, mit einbegriffen waren. Ich halte es deshalb für das beste, den Terminus „Keimstreifen“ ein- für allemal ganz fallen zu lassen. Ich werde von Mesodermstreifen, Ursegmenten, Medullarplatten etc. reden. Bei jenen Thieren, wo die wichtigsten Organe des Embryo auf eine streifenförmige Anlage zusammengedrängt sind, während die übrigen Theile membranös verdünnt oder gar in Embryonalhüllen umgewandelt erscheinen, will ich die Bezeichnung „Embryonalstreifen“ anwenden, da ich auch hier den älteren Ausdruck „Keimstreifen“, womit man ja auch anderes bezeichnete, vermeiden will.

Sobald die charakteristischen Lagebeziehungen der Keimblätter durch den Einstülpungsprocess hergestellt sind, beginnt

auch die histologische Differenzirung derselben sich immer mehr geltend zu machen. — Die Ectodermzellen nehmen während der Schliessung des Gastrulamundes eine immer mehr abgeplattete Form an. Dabei werden sie heller, die Körnchen des Protoplasmas werden kleiner und spärlicher, besonders gegen die Peripherie der Zellen zu. Die vorderen drei grossen Ectodermzellen aber, welche, wie weiterhin erörtert werden wird, für eiweiss schluckende Embryonen der Oligochäten und Hirudineen charakteristisch zu sein scheinen, enthalten ein von gröberen Körnchen erfülltes, dunkleres Protoplasma. Die besondere Beschaffenheit des Protoplasmas scheint mit einer besonderen Function dieser Zellen Hand in Hand zu gehen. Es wird nämlich durch das Verhalten dieser Zellen zu dem Munde und in den weiteren Stadien zum Oesophagus des Embryo sehr wahrscheinlich gemacht, dass diese Zellen die Function des Eiweiss schluckens versehen. Ich halte diese Zellen für contractile Organe des Embryo, wenn ich auch die Contractilität direct am lebenden Objecte nicht mit Sicherheit beobachten konnte. — In den Zellen des Entoderms, welche sich nach Beginn des Eiweiss schluckens mit einer Menge feiner Eiweisströpfchen füllen, sammeln sich diese bald zu einer zusammenhängenden Masse, welche das Centrum jeder Zelle einnimmt, während das Protoplasma gegen die Peripherie der Zelle gedrängt wird. Der Zellkern nähert sich zugleich der dem Lumen des Darmes zugewendeten Peripherie der Zelle. Die Scheidung des wandständigen Protoplasmas von dem centralen Eiweisstropfen wird immer schärfer (Fig. 4), und die Entodermzellen ähneln in den weiteren Stadien (vergl. Fig. 18) sehr den blasigen Entodermzellen der Cölenteraten. Das wandständige Protoplasma der Entodermzellen erscheint durch zahlreiche Tröpfchen und Körnchen verdunkelt. — Während die Ectoderm- und Entodermzellen sich durch histologische Differenzirung von der ursprünglichen Structur der Furchungszellen entfernt haben, zeigen die Mesodermzellen eine Beschaffenheit, welche nicht wesentlich von derjenigen der Furchungskugeln abweicht; namentlich an den am Hinterende des Embryo gelegenen Urzellen des Mesoderms kann man sehr gut die den Furchungskugeln eigenthümliche Protoplasma beschaffenheit erkennen; das Protoplasma ist mit zahlreichen dunkeln Körnchen ziemlich gleichmässig erfüllt. Die Mesodermzellen behalten gerade so wie bei *Unio* und *Pedicellina* und auch bei *Lumbricus*, die ursprüngliche Beschaffenheit der Furchungskugel oder in letzter Instanz der Eizelle.

Unter fortwährender Aufnahme von Eiweiss wächst der Embryo rasch heran. Betrachten wir nun die Veränderungen, die an einem etwas älteren Stadium (Fig. 5 u. 6) sich zeigen. — Das grössere Volumen des Embryo ist wesentlich auch durch die Vergrösserung des Darmlumens bedingt; es erscheint deshalb der Embryo in seiner hinteren Hälfte wie aufgebläht. Es hat aber auch eine Vermehrung der Zellen stattgefunden. Die Ectodermzellen haben sich etwas mehr abgeplattet, mit Ausnahme der Schluckzellen; auch die Anzahl der letzteren erscheint vermehrt. — Die Protoplasmawände der grossblasigen Entodermzellen bilden von der Fläche gesehen ein sehr auffallendes Netzwerk (Fig. 5). Auch die Anzahl der Mesodermzellen hat zugenommen, wahrscheinlich durch Vermehrung von den Urzellen aus. Die Urzellen des Mesoderms haben, indem sie sich von der Medianebene entfernten, ihren gegenseitigen Contact aufgegeben. Die übrigen, in den Seitentheilen des Embryo gelegenen Mesodermzellen sind noch immer in einer einfachen Reihe angeordnet. Bei genauerem Studium des Embryo können wir die Anlage des Oesophagus in demselben wahrnehmen.

Schon in Fig. 3, welche den optischen Durchschnitt von Fig. 2, eines etwas älteren Stadiums als Fig. 1, darstellt, kann man sehen, dass unterhalb der Schluckzellen zwei kleinere Ectodermzellen des Mundrandes nach innen vorwachsen (in Fig. 3 ist blos die Zelle der linken Seite zur Darstellung gekommen), so dass ein ganz kurzes Ectodermrohr als erste Andeutung des Oesophagus schon in diesem Stadium besteht. Die Oesophagusbildung ist im Stadium der Fig. 5 weiter vorgeschritten, indem sich das Ectodermrohr verlängerte. In Fig. 7 ist ein optischer Durchschnitt dargestellt, dessen Ebene etwas näher zur Bauchfläche gelegen ist, als die von Fig. 6. Wir sehen hier, dass die vordere Wand des Oesophagus durch die grösseren Schluckzellen, die hintere Wandung durch kleinere, von aussen her nach innen vorgerückte Ectodermzellen gebildet wird. Ich füge noch die Bemerkung hinzu, dass die innere Mündung des Oesophagus ausschliesslich von einem Kranze der kleineren Ectodermzellen gebildet wird.

In den nächstfolgenden Stadien findet man den Embryo schon ausserhalb der Eimembran frei im Eiweiss des Cocons. Er nimmt jetzt viel reichlichere Eiweissmassen in seinen Darm auf und sein Wachsthum schreitet um so beschleunigter vorwärts. Durch bedeutende Ausdehnung des Darmlumens bläht er sich zu einer Hohlkugel auf, deren Wandung von den Keimblättern

gebildet ist. Die wesentlichsten Veränderungen, denen der Embryo zugleich unterliegt, sind folgende. Die Mesodermstreifen, die in Fig. 6 noch von einfachen Zellenreihen gebildet waren, werden allmählich mehrreihig, und zwar beginnt diese Veränderung der Mesodermstreifen von vorne her (schon in Fig. 6 sehen wir an dem vordersten Ende des Mesodermstreifens der einen Seite zwei Mesodermzellen nebeneinander liegen). Der Vermehrungsprocess schreitet immer weiter nach rückwärts vor, so dass zuletzt nur noch das hinterste Ende der Mesodermstreifen einreihig bleibt (Fig. 8). Während der Grössenzunahme des Embryo wachsen auch die Mesodermstreifen bedeutend in die Länge, und es ist auch eine relative Lageveränderung derselben zu bemerken. Erstens rücken die Urzellen des Mesoderms, welche das Hinterende der Mesodermstreifen bilden, noch mehr auseinander, dann aber rücken die Mesodermstreifen, die ursprünglich in den Seitentheilen des Embryo gelegen waren, immer mehr gegen die Bauchfläche. Dies wird dadurch bewirkt, dass die Rückenhälfte des Embryo sich viel mehr ausdehnt als die Bauchhälfte. Die Ectodermzellen der Rückenfläche sind daher auch mehr abgeplattet als die der Bauchfläche (Fig. 8). Die Schluckzellen werden an ihrer Oberfläche allmählich von den kleineren Ectodermzellen unwachsen; der Beginn dieses Processes ist schon in Fig. 5 wahrzunehmen. Aber auch von der Begrenzung des Oesophagus werden sie ausgeschlossen, indem sich die Halbrinne der kleinen Zellen (Fig. 7) zu einem vollkommenen Rohre schliesst.

Das Resultat aller dieser Veränderungen sehen wir in Fig. 8 und 9 vor uns. Ich besitze eine ganze Reihe von Präparaten, an welchen ich diese Veränderungen in allen Stadien studiren konnte. Ich habe die Zwischenstadien aus ökonomischen Rücksichten nicht abgebildet.

Der in Fig. 8 abgebildete Embryo ist wohl um das Dreifache des Durchmessers herangewachsen (die Vergrösserung von Fig. 8 ist $\frac{120}{1}$, die der vorhergehenden Figuren aber $\frac{4}{1}$). Bei schwacher Vergrösserung und bei flüchtiger Betrachtung erscheint derselbe als eine bräunliche, an ihrer Oberfläche mit einem polygonalen Netzwerk bedeckte Kugel. Diese bräunliche, kugelförmige Masse ist nun nichts anderes, als die das Darmlumen und die Entodermzellen erfüllende Eiweissmasse, welche durch die Verdauungsvorgänge bräunlich gefärbt wird. Die polygonale Zeichnung der Oberfläche ist durch die Protoplasmawände der Entodermzellen hervorgebracht: das sehr durchsichtige Ectoderm und Mesoderm

ist optisch sehr wenig auffallend. In Fig. 8, welche den Embryo von der Seite gesehen darstellt, ist die polygonale Zeichnung wiedergegeben, welche von den Protoplasma-wänden der Entodermzellen herrührt. Am Rande sehen wir sowohl den optischen Durchschnitt des grossblasigen Entoderms, als auch der darüberliegenden Ectodermsschichte. An der Flächensicht ist auch der Mesodermstreifen dargestellt; derselbe besteht aus einer mehrfachen Zellreihe und ist im vorderen Dritttheil sogar zweischichtig, weiter nach hinten nimmt seine Breite ab und an seinem Hinterende folgt nach einer kurzen einfachen Zellenreihe die grosse Urzelle des Mesoderms. Der Mesodermstreifen hat an seinem vorderen Ende eine weitere Entwicklungsstufe erlangt, während sein Hinterende, wo die einfache Zellreihe und die grosse Urzelle des Mesoderms persistirt, den ursprünglichen einfachen Bau beibehalten hat. Nach vorne zu erstrecken sich die Mesodermstreifen zu den Seiten des Mundes bis an die Schluckzellen hin. Der Oesophagus zeigt Verhältnisse, die das Resultat der oben beschriebenen Vorgänge sind; er ist ein ziemlich langes, dünnwandiges Ectodermrohr, das nach dem Rücken zu verläuft und zwischen der Entodermsschichte und den ihm auflagernden Schluckzellen gelegen ist (Fig. 9). Wie die Abbildung zeigt, sind die Schluckzellen nach aussen gänzlich von den kleineren Ectodermzellen überwachsen. Das Ectoderm erweist sich im Uebrigen auf der Bauchseite, d. h. in der Region zwischen den Mesodermstreifen etwas dicker und ist dort mit zarten Flimmerhaaren bedeckt. Zu beiden Seiten der Mundöffnung zeigt es sich besonders verdickt. In Fig. 10 ist die Mundregion eines Embryo von ähnlichem Stadium ausgebreitet und von der Fläche gesehen dargestellt. Es ist das Verhältniss von Ectoderm, Entoderm, Oesophagus mit Mundöffnung, innerer Mündung und Schluckzellen wahrzunehmen.

Bevor noch die Bildung der Ursegmente aus dem Materiale der Mesodermstreifen beginnt, also am ungegliederten Embryo, sind noch einige weitere Entwicklungsvorgänge zu beobachten. Vorerst kommt der Oesophagus zur weiteren Entwicklung; er wächst in die Länge und die Schluckzellen bleiben hiebei an seinem hinteren Ende, welches mit weiter Mündung in das Lumen des Mitteldarmes sich öffnet (Fig. 11). Das Eiweiss wird durch die Flimmerbewegung der Oesophaguszellen in demselben fortbewegt, und es ist demnach die Function der Schluckzellen von geringerer Bedeutung als in den früheren Stadien. Ueberdies beginnt sich auch der Mundwulst schärfer auszuprägen, und es

beginnen sich an demselben histologische Veränderungen zu zeigen, die wir in ihrer weiteren Ausbildung in den späteren Stadien näher besprechen wollen. Vor der Mundöffnung, nur in geringer Entfernung von dem vorderen Mundrande, entsteht durch rege Zellvermehrung eine quergestellte längliche Verdickung des Ectoderms; diese jetzt noch einschichtige Zellanhäufung ist die Scheitelplatte, von welcher aus die Differenzirung des oberen Schlundganglions beginnt. Wir sehen ferner, dass das vorderste Ende der Mesodermstreifen in diesem Stadium nicht mehr die frühere Anordnung der Zellen zeigt, da dieselben namentlich in Beziehungen zum Mund und Oesophagus getreten sind.

Bei den weiteren Entwicklungsvorgängen wollen wir vornehmlich auf einige wichtige Punkte unsere Aufmerksamkeit richten: Erstens die Ausbildung des Gegensatzes von Kopfregion und metamerisch gegliedertem Rumpfe, zweitens die Entwicklung des Kopfes mit seinen charakteristischen Organen, und drittens die Entwicklung des metamerischen Baues des Rumpfes und die Entwicklung einiger metamerischer Organe.

Die Ausbildung des metamerischen Baues beginnt mit Veränderungen, welche nicht etwa den ganzen Embryonalleib, sondern nur eines seiner Primitivorgane, die Mesodermstreifen nämlich, betreffen. Die Mesodermstreifen zerfallen in gleichartige, der Reihe nach hintereinander liegende Abschnitte, es sind das die Ursegmente des Mesoderms. Dieser Process tritt in solcher Weise auf, dass zuerst die vordersten Ursegmente entstehen und die nachfolgenden Ursegmente successive von dem hinteren ungegliederten Mesodermstreifen sich absnüren. In der Reihe der Ursegmente sind demnach die vordersten die ältesten, auf diese folgen die anderen Ursegmente in abgestufter Altersreihe bis zum hintersten jüngsten, an dieses aber schliesst sich noch ein ungegliedertes Stück des Mesodermstreifens, welches immer neue Ursegmente producirt. In der Region der vorderen Ursegmente beginnen sich allmählich die einzelnen Organsysteme als Muskelfasern, Leibeshöhle, Dissepimente, Segmentalorgane, Borstensäcke, Medullarplatten, Blutgefässsystem auszubilden, während im hinteren Theile des Embryo von den ungegliederten Mesodermstreifen aus noch immer neue Ursegmente gebildet werden. Man kann demnach alle Ausbildungsstufen der metamerischen Organe an einem einzelnen Stadium des Embryo beobachten. Während die vordersten Segmente schon Segmentalorgane, Borstensäcke etc. zeigen, sind an dem hinteren Ende des Embryo die ungegliederten Mesodermstreifen noch in

ihrem ursprünglichen Baue erhalten, sie gehen nach hinten in eine einfache Zellreihe über und an dem hintersten Ende derselben liegen noch die grossen Urzellen des Mesoderms; wir werden weiterhin sehen, dass diese durch fortgesetzte Theilung an dem fortdauernden Längenwachsthum der Mesodermstreifen wesentlichen Antheil nehmen.

Dem metamerisch gebauten Rumpfe lässt sich das abweichend gebaute Vorderende des Embryo als Kopfsegment gegenüberstellen. Wir sahen, dass schon am ungegliederten Embryo das vordere Ende der Mesodermstreifen, zum Mundwulst und Oesophagus in Beziehung tretend, die regelmässige Anordnung der Zellen verloren hatte. Es gehen diese Zellen zumeist in die Bildung von Muskelfasern ein, welche dem Oesophagus und Munde und dem späteren Stirnlappen angehören. Das erste Ursegment entsteht weiter hinten, in der Gegend hinter dem Mundwulste, ist aber nach vorn zu gegen die eben besprochenen Mesodermzellen nicht scharf abgegrenzt. Der vor dem ersten Ursegmente gelegene Theil des Embryo, den wir als Kopf bezeichnen, unterscheidet sich von dem als Region der Ursegmente zu charakterisirenden Rumpfe nicht nur durch die abweichende ursprüngliche Lagerung der Mesodermzellen, sondern überhaupt dadurch, dass er ganz andere Organe besitzt als die Segmente des Rumpfes. Wir unterscheiden demnach am gegliederten Embryo zwei Abschnitte. Erstens den vorderen Abschnitt oder Kopf, welcher Region entwicklungsgeschichtlich Mund, Oesophagus und oberes Schlundganglion angehören, und zweitens den hinteren Abschnitt oder Rumpf. Der Rumpf besteht aus einer Reihe von Metameren und aus einem hinteren ungegliederten Abschnitte, von welchem aus eine fortwährende Neubildung von Metameren vor sich geht.

Wir wollen vorerst die Entwicklungsgeschichte des Kopfes und seiner charakteristischen Organe besprechen.

Wir hatten die Kopfregion an den letzten Stadien des ungegliederten Embryo in Fig. 11 kennen gelernt. In den jüngsten Stadien des gegliederten Embryo, in welchem erst einige wenige Ursegmente gebildet sind, zeigt die Kopfregion noch im Wesentlichen dieselben Verhältnisse. Wie schon erwähnt wurde, setzt sich bei Bildung der Ursegmente das Mesoderm der Kopfregion nicht scharf gegen das hinter der Mundregion gelegene erste Ursegment ab. Trotzdem prägt sich der Gegensatz zwischen Kopf und erstem Rumpfsegment später durch die in letzterem auftretenden Metamerorgane (Leibeshöhle, Anlage des Segmental-

organs, Borsten, Bauchstrang etc.) genügend scharf aus. Der Kopfregion gehört der Mundwulst und Oesophagus an, und auch ein Theil des Entoderms (Mitteldarm), welches unterhalb der Ectodermgebilde ausgebreitet ist. Wir werden aus dem weiteren Verlaufe der Entwicklung ersehen, dass die vor dem Munde gelegene Ectodermverdickung, die Scheitelplatte, dem vorderen Körperpole entspricht. Derjenige Theil des Oesophagus, welcher in dem flächenhaft ausgebreiteten, in Fig. 11 abgebildeten Präparate noch weiter nach vorne zu liegen kommt, gehört also schon der Rückenregion des Embryo an. Das Verhalten des Oesophagus wird auch aus den halbschematischen Darstellungen älterer Embryonen (Fig. I und II, Taf. III) ersichtlich werden. Der Oesophagus geht unterhalb der Scheitelplatte nach dem Rücken zu und mündet auf der Rückenfläche des Entodermsackes in das Lumen desselben ein.

Im weiteren Stadium, wo in den vordersten Körpersegmenten schon Leibeshöhle und Segmentalorgane angelegt sind, können wir wesentliche Veränderungen der Kopfregion (Fig. 12) constataren. Die Ausbildung der Scheitelplatte ist weiter vorgeschritten; diese, jetzt schon eine mehrschichtige Ectodermverdickung, bildet einen quergestellten, nach den Seiten zu verbreiterten Streifen. Zwischen Mund und Scheitelplatte liegt ein ziemlich kleinzelliges Ectodermfeld, jenseits der Scheitelplatte beginnen die flächenhaft sehr ausgedehnten, aber abgeplatteten, dünnen Ectodermzellen der Rückenfläche.

Am Mundwulste gehen sowohl Formveränderungen, als auch histologische Veränderungen vor sich. Der früher nach hinten offene Wulst wird durch Vereinigung der Seitenhälften geschlossen. Die Zellen des Mundwulstes vergrössern sich und erhalten ein dunkleres, körnchenreiches Protoplasma, welche Veränderungen schon im Stadium der Fig. 11 sich zu bilden begannen. Wieder andere Veränderungen gehen am vorderen Mundrande vor sich; es beginnt eine Faltung des Ectoderms einzutreten, die vom vorderen, äusseren Mundrande ausgeht und die Ausbildung einer Flimmerrinne einleitet, die dort beiderseits in die Mundöffnung führt. Es flimmern zwar die gesammten Ectodermzellen der Kopfregion, aber die zum Munde führenden Flimmerrinnen zeichnen sich durch besonders starke Flimmerhaare aus.

Auch die platten, dünnen Zellen des immer länger auswachsenden Oesophagus sind mit Flimmerhaaren bedeckt, und es ist vornehmlich die Flimmerbewegung, die in diesem Stadium die

Zuleitung der Eiweissmassen in den Mitteldarm bewirkt. Die Schluckzellen am inneren Ende des Oesophagus sind sowohl ihrer Lagerung als histologischen Beschaffenheit nach sichtlich in Zerfall begriffen.

In dem vorliegenden Stadium ist eine durch Auseinanderweichen von Haut und Darmblatt entstandene Höhle zur Ausbildung gekommen, welche wir als Kopfhöhle bezeichnen wollen. Der Oesophagus bleibt hierbei dem Darmblatte anliegend (vergl. Fig. I, Tafel III, welche zwar einem etwas späteren Stadium entspricht). Die Kopfhöhle unterscheidet sich von der segmentalen Leibeshöhle des Rumpfes durch ihr Verhältniss zu den Keimblättern. Die Kopfhöhle ist durch Auseinanderweichen von Ectoderm und Entoderm entstanden, welche beide Blätter ursprünglich unmittelbar an der Begrenzung dieser Höhle theilnehmen, während die segmentale Leibeshöhle des Rumpfes durch Spaltung des Mesoderms entsteht und allseitig von Mesodermzellen begrenzt ist. Während die Kopfhöhle als eine unpaare Höhle am Vorderende des Embryo entsteht, ist die Leibeshöhle jedes Rumpfmetamers ursprünglich in zwei vollkommen getrennten Hälften, einer rechten und einer linken, angelegt. — Die Mesodermzellen des Kopfes haben sich zum Theil in einzellige, langgestreckte Muskelfasern umgewandelt, welche geringe Gestaltveränderungen des Kopfes bewirken können.

Betrachten wir die Kopfgregion eines weiter vorgeschrittenen Stadiums (Fig. 13).

Die Scheitelplatte, die sich im Verlaufe der Weiterentwicklung immer mehr verdickt, beginnt sich von den Seitentheilen aus mit zwei Schenkeln gegen die Mundöffnung hin auszubreiten und nimmt so eine hufeisenförmige Gestalt an. Die seitlichen Schenkel der Ectodermverdickung breiten sich immer weiter nach hinten aus, zuerst bis zu den Seiten des Mundwulstes und dann bis in die Rumpfregion hin, wo sie als Medullarplatten die seitlichen Anlagen des Bauchstranges bilden. Auch am Rumpfe wachsen sie immer weiter nach hinten (Fig. 13, dasselbe Stad. in Fig. 17). Die hufeisenförmige Scheitelplatte beginnt sich an ihrem hinteren, dem Munde zugekehrten Rande scharf abzusetzen, indem sich die tiefere Lage des Ectoderms, wulstförmig in die Kopfhöhle vorspringend, hier zuerst zur Bildung des oberen Schlundganglions abzulösen beginnt. Auch reihen sich an diesem hinteren Rande schon Mesodermzellen zur Bildung des Neurilemms dem Scheitelplattenwulste an.

So beginnt sich das obere Schlundganglion vom Ectoderm abzulösen, während seine hintersten Ausläufer, die später die Schlundcommissur bilden, noch mit dem Ectoderm innig zusammenhängen.

Auch die Entwicklung von Mundwulst und Flimmerrinnen hat bedeutende Fortschritte gemacht. Das Wachsthum der Flimmerrinnen schreitet an dem Ende derselben immer weiter fort; sie sind im Stadium der Fig. 13 schon bedeutend länger geworden und beginnen jetzt nach vorne und dem Rücken zu umzubiegen; auch sind sie, als tiefe, von einem vorderen und hinteren Wulste begrenzte Rinnen, zu schärferer Ausprägung gekommen. Der vordere Wulst geht in den vorderen Mundrand direct über, der hintere Wulst verliert sich in der oberen Oesophagus-Wandung, in welcher sich die Rinne noch eine Strecke weit fortsetzt. Von der vorderen Hälfte des Mundrandes, die von diesen Faltensystemen gebildet wird, setzt sich die hintere Hälfte, der Mundwulst, als eine halbmondförmige verdickte Masse sowohl der Form, als auch der histologischen Beschaffenheit nach scharf ab. Die Ausbildung der sehr eigenthümlichen histologischen Verhältnisse ging allmählich, schon vom Stadium der Fig. 11 an, vor sich. Die Zellen des Mundwulstes erhielten, wie schon erwähnt, ein dunkelkörniges Protoplasma, ferner begannen Vacuolen in einzelnen Zellen aufzutreten, die den Zellkern gegen die Peripherie der Zelle drängten. In Fig. 13 sehen wir endlich die Zellen meist von keulenförmiger Gestalt radiär im Mundwulste angeordnet; die gegen den Oesophagus gewendete Hälfte der Zellen ist eine strangförmige dunkle Protoplasamasse, während die äussere, meist durch eine Vacuole aufgeblähte Hälfte den Zellkern enthält. Dieses eigenthümliche Ectodermgewebe scheint mir contractiler Natur zu sein und Schluckbewegungen des Mundes zu ermöglichen. Seine Ausbildung nimmt in der Masse zu, als die am hinteren Ende des Oesophagus gelegenen Schluckzellen rückgebildet werden. Doch auch dieser Mundwulst ist ein provisorisches Organ und erleidet späterhin, wenn die Oesophagusmusculatur zur Ausbildung kommt, seine Rückbildung. Der Oesophagus ist im Wesentlichen von demselben Baue, wie in Fig. 11 und 12; von der Mundöffnung an sich rasch verdünnend besteht er in dem grössten Theile seiner Ausdehnung aus sehr platten, dünnen Zellen; Mesodermelemente liegen ihm nur in seinem Anfangsstücke an. Er hat sich beinahe um das Doppelte verlängert. Die Schluckzellen an seinem hinteren Ende sind immer mehr in Auflösung begriffen; sie beginnen sich all-

mählich — schon im Stadium der Fig. 12 — mit feinen Fetttröpfchen zu füllen und zerfallen, nachdem auch die Kerne zerklüftet und undeutlich geworden sind, in viele kleine, unregelmässige Theilstücke, die sich allmählich in der Kopfhöhle zerstreuen und da resorbiert werden.

In weiteren Stadien, in welchen der Embryo bereits seine kugelige Form verliert und sich an seinem vorderen und hinteren Ende zuzuspitzen beginnt — in den vorderen Rumpfssegmenten sind auch schon die Borsten durchgebrochen — finden wir die morphologischen Verhältnisse des Kopfes schärfer ausgeprägt. (Fig. 15.) — Das zugespitzte vordere Körperende entspricht der früheren Scheitelplatte. Das obere Schlundganglion ist aber schon vollkommen scharf vom Ectoderm der Oberfläche, der Epithelschichte, gesondert: doch findet es sich noch an seinem Entstehungsorte, also im vordersten Körperende (dem Kopflappen), der Haut unmittelbar anliegend. Nach rückwärts steht dasselbe durch die Schlundcommissur mit dem ebenfalls schon vom Ectoderm gesonderten Bauchstrang in Verbindung.

Die früher flache Kopfhöhle hat sich vergrössert und zeigt eine im Durchschnitte mehr dreieckige Form vergl. den schematischen Längsschnitt Fig. II, Tafel III. — Den Mundwulst finden wir beinahe ganz vom vorderen Mundrande überdeckt. — Die Flimmerrinnen haben eine noch mächtigere Ausbildung erlangt, sie erstrecken sich schon weit gegen den Rücken hin. In weiteren Stadien kommen sie in der Mittellinie des Rückens zur Verschmelzung, und bilden dann eine, den Kopf nahe an seinem hinteren Rande kreisförmig umziehende Flimmerrinne, die an der Bauchseite in die Mundöffnung mündet. — Dieser embryonale Apparat ist noch an solchen Stadien zu finden, die schon sämtliche Organe (mit Ausnahme der Geschlechtsorgane) und die wurmförmige Gestalt besitzen, und wird demnach erst in den letzten Entwicklungsstadien rückgebildet.

Schon am ungegliederten Embryo (Fig. 8) hatte die Bauchseite eine geringere Ausdehnung als die Rückenseite, wodurch die Mesodermstreifen gegen die Bauchseite zu scheinbar zusammenrückten. Dieser Process schreitet nicht nur während der Bildung der Ursegmente fort, sondern auch in weiteren Stadien, wo die Organe in den Ursegmenten sich differenzieren; in diesen späteren Stadien kommt noch hinzu, dass die Mesodermplatten gegen die Bauchseite zu schneller vorwachsen als gegen die Rückenseite, und überdies findet auch eine wirkliche Zusammenziehung und

dadurch Verschmälerung der Bauchfläche statt. Da sich auf Kosten der Ursegmente die Muskelfelder, die Dissepimente, die Segmentalorgane und Borstensäckchen entwickeln, und auch das Ectoderm in der Gegend der Mesodermsegmente verdickt ist, während es am Rücken eine sehr dünne abgeplattete Zellschicht bildet, und in den weiteren Stadien die dem Ectoderm angehörnden Medullarplatten als Anlagen des Bauchstranges selbstverständlich in der Bauchregion entstehen, so finden wir sämtliche wesentlichen Organanlagen des Rumpfes auf einem verhältnissmässig schmalen Streifen des kugelförmig aufgeblähten Embryo zusammengedrängt.

Wir wollen diesen Streifen mit Einbeziehung des am Vorderende gelegenen Kopfes (Mund- und Scheitelplattenregion) als Embryonalstreifen bezeichnen, da wir die bisherige Bezeichnung Keimstreifen, wie schon oben auseinandergesetzt wurde, ganz vermeiden wollen. — Durch die bedeutende Ausdehnung der Rückenfläche ist das Darmlumen zu einem grossen, mit Nahrungsmaterial gefüllten Hohlraum geworden, analog dem Dottersacke der Wirbelthiere.

Es ist sehr leicht, diese Embryonen, deren eigentlicher Leib als eine dünne Wandung, den sehr grossen centralen, eiweiss-erfüllten Raum umgibt, zur Untersuchung zu präpariren. Wenn man die Embryonen, nachdem sie durch härtende Reagentien eine grössere Consistenz erlangt haben, am Rücken spaltet, so gelingt es leicht, die centrale Eiweissmasse zu entfernen und sodann den Embryonalstreifen auf dem Objectträger flach auszubreiten. Man kann das Präparat noch färben und in Canadabalsam oder anderen Conservierungsmitteln dauernd aufbewahren. Solche Präparate gestatten einen sehr guten Einblick in den Bau des Embryonalstreifens, da man bei der grossen Dünne und Durchsichtigkeit des Objectes Zelle für Zelle daran studiren kann. Trotzdem ist zum Studiren vieler Verhältnisse auch hier die Anwendung der Schnittmethode unumgänglich nothwendig.

Wir hatten schon oben erwähnt, dass in solchen Stadien, wo die vordersten Rumpfsegmente schon alle wesentlichen Organanlagen zeigen, im hinteren Theile des Embryonalstreifens noch immer neue Ursegmente von den Mesodermstreifen aus gebildet werden. Man kann an einem solchen Embryonalstreifen alle Stadien der Metamerentwicklung und auch noch am Hinterende die Mesodermstreifen in ihrem ursprünglichen Baue beobachten. Wir wollen die Entwicklung der Metameren des Rumpfes an solchen

Embryonalstreifen, von welchen wir zwei verschiedene Stadien in Fig. 16 und 17 bei schwacher Vergrösserung abgebildet sehen, näher studiren. Gehen wir von der Betrachtung des noch unsegmentirten Theiles des Mesodermstreifens aus. Wir finden die Mesodermstreifen in ihrem hinteren Theile noch von genau demselben Baue, den wir an denselben in jenen Embryonalstadien kennen gelernt hatten, wo noch überhaupt keine Ursegmente zur Entwicklung gekommen waren.

Nur an ihrem Vorderende haben die Mesodermstreifen eine weitere Differenzirung angenommen. Diese nach vorne zu fortschreitende Differenzirung findet sich, wie in der Ausbildung der Segmente, so auch im ungegliederten Mesodermstreifen ausgeprägt. Wir können, von hinten nach vorn vorschreitend, an dem Mesodermstreifen sämtliche Stadien seiner Entwicklung vorfinden.

Wir lernten die Entwicklung des gesammten Mesoderms aus blos zwei Urzellen oder Mutterzellen kennen. Diese Urzellen finden wir in ihrer ursprünglichen Grösse und Beschaffenheit — zu der sie sich nach jeder Theilung regeneriren — am hintersten Ende der Mesodermstreifen (vergl. die Urzelle in Fig. 18, welche das Hinterende des Mesodermstreifens von Fig. 17 darstellt, mit den in Fig. 2, 3 und 6 abgebildeten Stadien). Weiterhin sahen wir die Urzellen eine einfache Zellreihe, das ursprünglichste Stadium der Mesodermstreifen, produciren. Auch in Fig. 17 und 18 sehen wir diesen ursprünglichen Zustand der einfachen Zellreihe nach vorne von der Urzelle folgen. Wir sahen dann den Mesodermstreifen mehrreilig und endlich mehrschichtig (zweischichtig) werden. Dieselben Stadien der Entwicklung folgen hier (Fig. 18) noch weiter nach vorne.

Die Urzellen des Mesoderms sind immer in reger Theilung begriffen. Man findet sehr häufig an den Präparaten Theilungserscheinungen (spindelförmige Kerne, Körnchenradien im Protoplasma) dieser Zellen vor. Die Theilung ist eine charakteristische, mit Regelmässigkeit sich fortwährend in derselben Weise wiederholende. Die ovoide Urzelle liefert stets an ihrem dem Mesodermstreifen zugekehrten Ende durch eine ungleiche Theilung eine viel kleinere Zelle, welche sich der Mesodermzellenreihe anschliesst. Nach jeder Theilung kehrt die Urzelle zu ihrer ursprünglichen Beschaffenheit und durch Wachsthum zu ihrer ursprünglichen Grösse zurück.

In der Mesodermzellenreihe sieht man die kleinste Zelle am Hinterende unmittelbar an der Urzelle liegen und beobachtet eine

continuirliche Steigerung der Grösse der Zellen nach vorne zu. Erst dort, wo der Mesodermstreif mehrreihig wird, werden die Zellen plötzlich kleiner. Das rührt daher, dass die kleinen von der Urzelle aus durch Theilung entstandenen Zellen zuerst heranwachsen, ohne sich zu theilen; wenn endlich ihre Theilung erfolgt, so geschieht dies in der Längsrichtung, so dass dadurch der Mesodermstreif sogleich mehrreihig wird. Während demnach an dem vorderen Ende die Zellreihe in welcher die hinterste Zelle die jüngste, die vorderste die älteste ist) durch Theilung fortwährend mehrreihig wird, wird sie an ihrem Hinterende durch Theilung der Urzelle fortwährend regenerirt, verlängert.

Je reger die Theilung der Urzelle ist, desto länger ist die einfache Zellreihe. An den ältesten unsegmentirten Embryonalstadien (Fig. 8) findet man die einfache Zellreihe sehr kurz, an älteren Embryonen (Fig. 16, 17, wo das Wachsthum sich progressiv gesteigert hat, ist sie wieder viel länger. Doch ist ihre Länge, wie auch das Wachsthum der Embryonen, variabel; manchmal ist die Zellreihe beinahe doppelt so lang, als die in Fig. 18 abgebildete.

In den vorliegenden Stadien (Fig. 16, 17) ist die Mesodermzellenreihe stets in einer Bogenlinie nach aussen gegen den Rücken zu) gekrümmt. Die Wachstumsrichtung des Mesodermstreifens ist hier, am Hinterende, direct gegen die Mittellinie des Bauches gekehrt, weiter nach vorne zeigt derselbe unter Veränderung seiner Richtung eine sanftere Convergenz gegen die Bauchlinie. Es lässt sich hier derselbe Vorgang, wie früher an den gesammten Mesodermstreifen, constatiren — das Zusammenrücken derselben gegen die Bauchlinie lässt sich hier am Hinterende, welches gleichsam in fortwährender Neubildung ist, noch fortgesetzt beobachten.

Die Mesodermstreifen zeigen nach vorne zu, wo sie zuerst mehrreihig und dann mehrschichtig werden, eine unregelmässige seitliche Begrenzung. Noch weiter nach vorne werden sie unter steter Vermehrung der Zellen breiter und ihre seitliche Begrenzung wird regelmässiger, zugleich nähern sie sich hier noch mehr der Bauchlinie.

Das Ectoderm ist in der Gegend der Mesodermstreifen, bis gegen die Urzellen hin, aus kleinen kubischen, wie es scheint in reger Theilung begriffenen Zellen gebildet, und nimmt an den Wachsthumerscheinungen der hinteren Region des Embryonalstreifens entsprechenden Antheil. Eine kurze Strecke hinter den Urzellen beginnen schon die grossen, stark abgeplatteten Ectodermzellen des Rückens.

Der Process der Ursegmentbildung geht von dem vordersten Ende der ungegliederten Mesodermstreifen und auf Kosten derselben vor sich. Die Ursegmente entstehen, indem sich die Mesodermstreifen an ihrem Vorderende in hintereinander liegende Zellgruppen zu sondern beginnen; allmählig wird die Abgrenzung der Zellgruppen immer deutlicher und endlich sind sie durch ganz scharfe Linien von einander geschieden. Diese Linien sind das Ergebniss der am vorderen und hinteren Rande des Ursegmentes geradlinigen Anordnung der Zellen. Die Abgrenzung der Ursegmente erfolgt so allmählig, dass es schwierig wäre, an einem Präparate das letzte Ursegment zu bezeichnen.

Die Ursegmente sind kleine, viereckige, mehrschichtige Zellplättchen. Ihre kürzere Seite entspricht der Längsrichtung des Embryonalstreifens; mit der längeren Seite grenzen die benachbarten Ursegmente aneinander (Fig. 19).

Auf den unsegmentirten Keimstreifen folgen also die jüngsten Ursegmente, und je weiter man die Ursegmente nach vorne verfolgt, desto weiter findet man dieselben in der Entwicklung vorgeschritten. Bald nachdem sich die Ursegmente scharf von einander abgegrenzt haben, beginnt die Bildung der Leibeshöhle. Die unterste, dem Entoderm anliegende Schichte beginnt sich als Darmfaserplatte von der übrigen Zellenmasse des Ursegmentes abzuheben. Der entstehende Spaltraum ist die segmentale Leibeshöhle. Die Darmfaserplatte besteht aus einer einfachen Lage ziemlich platter Zellen. Die segmentweise auftretende Leibeshöhle nimmt immer mehr an Ausdehnung zu, so dass die Leibeshöhlen der einzelnen Segmente nur durch dünne Scheidewände, die Dissepimente, getrennt bleiben. Die Dissepimente bestehen aus zwei Zellenlagen, von denen eine dem vorderen, die andere dem hinteren Segmente angehört, die ursprüngliche Ursegmentgrenze geht in die Grenze der zwei Zellenlagen des Dissepimentes über.

Bei Betrachtung jüngerer Segmente fallen ausser den Dissepimenten noch andere unregelmässige Zellengruppen des Mesoderms ins Auge. Es sind dies Verdickungen der Hautmuskelpatte. Wir können sehen, wie diese Zellenanhäufungen des Mesoderms in den vorderen Segmenten sich immer bestimmter gruppiren und endlich die wohl abgegrenzten Anlagen der Segmentalorgane und Borstensäckchen bilden (Fig. 16 u. 17).

Wir wollen die Entwicklungsgeschichte dieser Organe einer genaueren Betrachtung unterziehen.

Die Segmentalorgane entwickeln sich aus Zellgruppen der

Hautmuskelpatte, welche unmittelbar unter dem Ectoderm liegen und von der Leibeshöhle durch endothelartige Zellen der Hautmuskelpatte getrennt sind. Sobald in den Segmenten die Leibeshöhle deutlich zu werden beginnt, bilden sich schon die ersten Längsmuskelfasern, und zwar gehören dieselben, wie die weitere Entwicklung zeigt, dem ventralen Längsmuskelfelle an. Nach aussen von diesen Muskelfasern liegt die Linie, in welcher die Segmentalorgane (und auch die ventralen Borstenreihen) entstehen. Anfangs lassen sich die Mesodermverdickungen, welchen die Segmentalorgane ihren Ursprung verdanken, wenn auch nicht scharf abgegrenzt, so doch deutlich längs dieser Linie (der Seitenlinie) als continuirliches Gebilde durch eine Reihe von Segmenten verfolgen (Fig. 17). In den weiter nach vorne liegenden Segmenten finden wir schon den Beginn der Abgrenzung der einzelnen Segmentalorgane. Wir sehen nämlich in dieser Region des Embryo in jedem Segmente dicht vor dem hinteren Dissepimente eine grössere Mesodermzelle in der Hautmuskelpatte liegen; diese bezeichnet das Vorderende eines Segmentalorganes (Fig. 20). Eine Zellenreihe, welche sich nach rückwärts an dieselbe anschliesst und sich in das nachfolgende (hintere) Segment erstreckt, ist zuerst lose angeordnet und nach hinten gegen die benachbarten Mesodermverdickungen, welche die ventralen Borstensäcke zu bilden bestimmt sind, nicht scharf abgegrenzt. In den Segmenten, die weiter nach vorne liegen, sehen wir die einfache Zellreihe durch inniges Aneinanderlegen der einzelnen Zellen einen cylindrischen Zellstrang bilden, die Anlage des Segmentalorganes. Dieser Zellstrang verläuft aber nicht in einer geraden Linie, er ist in S-förmiger Krümmung gebogen. Das Vorderende des Zellstranges mit der grossen Zelle liegt im nächst vorderen Segmente, das Hinterende etwa in der Mitte des Segmentes, welchem das Segmentalorgan zugehört (oder eigentlich zugezählt wird). Das ganze Gebilde liegt unmittelbar unter dem Ectoderm; bei noch tieferer Einstellung sieht man die Dissepimente und die die Leibeshöhle epithelartig auskleidenden Mesodermzellen.

Weiterhin geht dieser Zellenstrang Veränderungen ein, welche erstens seine Form, zweitens seine zellige Zusammensetzung und drittens seine Lagerung betreffen. In Bezug auf die Form ist zu erwähnen, dass sich die vordere Krümmung des S allmähig streckt, und am Hinterende noch ein ebenfalls gerades Endstück sich absetzt. Die Segmentalorgananlage besteht sodann aus 3 Stücken, einem Anfangsstücke, welches in das nächstvordere Segment sich

erstreckt, einem schlingenförmigen Mittelstücke und einem wieder gerade verlaufenden Endstücke. Die Schlinge biegt sich nach aussen (gegen den Rücken) zu. Die grosse vordere Zelle geht durch mehrfache Theilung in kleinere Zellen auf, aber auch die anderen Zellen zerfallen in kleinere Elemente, die sich um die centrale Achse des Zellstranges anordnen. Während dieser Entwicklungsvorgänge geht zugleich eine Lageveränderung der Segmentalorgananlage vor sich. Das schlingenförmige Mittelstück beginnt, und zwar zuerst mit der Umbiegungsstelle, in die Leibeshöhle vorzurücken (Fig. 20). Es nimmt dabei einen Peritonealüberzug mit, welcher beide Schenkel der Schlinge gemeinschaftlich überzieht. In den weiteren Stadien, wo die Segmentalorgane in der Leibeshöhle gelegen sind, finden wir demnach immer einen Peritonealüberzug an denselben. Der schlingenförmige Theil des Segmentalorgans dreht sich allmählich um 90 Grade derart, dass bei Ansicht von der Bauchseite der eine Schenkel, und zwar derjenige, welcher an das Anfangsstück des Segmentalorgans sich anschliesst, den andern Schenkel bedeckt (Fig. 21). Als bald entsteht in dem Segmentalorgane ein deutliches, scharf begrenztes Lumen, in welchem am lebenden Objecte eine lebhafte Flimmerbewegung wahrzunehmen ist. Das Lumen setzt sich durch eine feine Oeffnung im Ectoderm bis nach aussen fort. Ueber die Entstehung der inneren Trichteröffnung bin ich zu keinem sicheren Resultate gekommen.

Im Gegensatz zur Darstellung Kowalewsky's, welcher die Segmentalorgane in der Leibeshöhle von den Dissepimenten aus entstehen und erst secundär mit der Haut in Verbindung treten lässt, sehen wir also, dass die Segmentalorgane dicht unterhalb des Ectoderms entstehen und erst secundär in die Leibeshöhle rücken, dass sie ferner von Anfang an vom vorderen Segmente bis gegen die Mitte des Segmentes reichen, welchem sie angehören; sie erstrecken sich schon in der ersten Anlage bis zur späteren Ausmündungsstelle hin. Es scheint mir sehr wahrscheinlich, dass Kowalewsky das schlingenförmig gebogene Organ für einen einfachen blind endigenden Canal gehalten hat.

Die Segmentalorgane entstehen in allen Rumpfsegmenten mit Ausnahme des ersten. Doch auch im ersten Rumpfsegmente findet man (Fig. 16 und 17) genau an der Stelle des Segmentalorganes eine Mesodermanhäufung, die erst in späteren Stadien verschwindet; ich deute dieselbe als Rudiment des ersten Segmentalorganes.

Gleichzeitig mit den Segmentalorganen bilden sich die Borstensäckchen durch schärfere Abgrenzung aus den Mesodermverdickun-

gen der Hautmuskelpatte; auch diese rücken in die Leibeshöhle und erhalten dabei einen Peritonealüberzug. Die Borsten entstehen schon sehr frühe (in Stadien, die wenig älter sind, als das in Fig. 17 abgebildete) in den Borstensäckchen. Sie kommen alsbald, indem sie in die Länge wachsen, zum Durchbruche, und es bahnt sich von den 3 Borsten, die in jedem Säckchen zuerst auftreten, jede ihren besondern Weg durch das Ectoderm. Die Borsten sind Mesodermgebilde und sind demnach als innere Skelettbildungen zu betrachten. Ich bin in dieser Ansicht durch wiederholte Prüfung meiner Präparate immer mehr bestärkt worden; ich will über diesen Punkt ein anderes Mal noch genauer berichten.

Ich will hier noch erwähnen, dass schon im Stadium der Fig. 17, wo der Embryonalstreifen noch eine verhältnissmässig schmale Zone einnimmt, sich schon ein weitmaschiges Netz von sehr feinen, äusserst langen, aber doch einzelligen Muskelfasern an der ganzen Rückenfläche gebildet hat; dasselbe ist aus Mesodermzellen entstanden, welche vom äusseren Rande des Embryonalstreifens als Wanderzellen gegen den Rücken hin sich ausbreiteten. Man kann leicht alle Uebergangsstadien der Bildung dieser Muskelfäden beobachten.

Auf die weitere Entwicklung von *Criodrilus* will ich hier nicht näher eingehen. Der Uebergang des Körpers zur cylindrischen Form geht ganz ähnlich vor sich, wie dies von *Kowalewsky* für *Lumbricus* beschrieben wurde. Beim Uebergang in die cylindrische Form wird der Durchmesser des Querschnittes ein viel kleinerer, indem sich die ausgedehnte Rückenhaut bedeutend zusammenzieht.

Die kreisförmige adorale Flimmerrinne wird erst sehr spät, lange nach Ausbildung der Blutgefässe, rückgebildet.

B. Ueber Entwicklungsgeschichte von *Polygordius*.

Die hier mitgetheilten Beobachtungen betreffen die Entwicklungsvorgänge, die an der pelagisch lebenden Larve von *Polygordius* vor sich gehen.

Die Metamorphose der *Polygordius*larve ist in Bezug auf die wesentlichsten äusseren Verhältnisse durch *Schneider* bekannt geworden. Er war es, der die Zugehörigkeit der schon früher beschriebenen Larven zu dem von ihm entdeckten *Polygordius* sichergestellt und die früheren unrichtigen Vermuthungen zurückgewiesen hat. Ich will seine eigenen Worte anführen: „Die Larve von *Polygordius* ist schon längst bekannt, es ist die

berühmte Lovén'sche ¹⁾ Annelidenlarve, über deren Schicksal so viele Vermuthungen aufgestellt worden sind. Wie Lovén selbst, so haben auch die späteren vermuthet, dass ein borstentragender Ringelwurm daraus hervorgehen müsse. In neuester Zeit nur hat Alex. Agassiz ²⁾ eine mit der Lovén'schen nahe verwandte Larve beschrieben, die sich zu einer Turbellarie entwickeln soll. Alle diese Vermuthungen mussten die Wahrheit verfehlen, da eben der erwachsene Polygordius vollkommen unbekannt war.³⁾ Ich schliesse mich der Ansicht Schneider's vollkommen an, und nachdem ich die Polygordiuslarven aus eigener Anschauung kennen gelernt habe, halte ich es für sicher, dass sowohl Lovén, als auch Alex. Agassiz diese Larve in Händen gehabt haben.

Ich habe die Entwicklungsgeschichte des Polygordius von der ungegliederten Larve bis zu jenem Stadium, welches die wesentlichen Charaktere des entwickelten Thieres trägt, verfolgt, und namentlich auch die Entwicklung der inneren Organisation berücksichtigt. Der Uebersichtlichkeit halber theile ich die Metamorphose in 6 Entwicklungsperioden ein.

Erste Entwicklungsperiode.

Als erste Entwicklungsperiode fasse ich die ungegliederten Stadien der Larve zusammen. Das ungegliederte Stadium, welches den Ausgangspunkt der ganzen Untersuchung bildet, wollen wir einer eingehenderen Betrachtung unterziehen.

Die kleine durchsichtige, pelagisch lebende Larve (Fig. 22) ist von rundlicher Gestalt; der äquatoriale Durchmesser ist etwas bedeutender, als der vom oberen zum unteren Pole gezogene. Die obere Hälfte der Larve ist sanft abgeflacht; das unterste Ende ist schwach kegelförmig ausgezogen. In der äquatorialen Zone sind zwei parallel verlaufende Wimperkränze gelegen, ein mächtiger präoraler und ein zarter postoraler. Zwischen den beiden Wimperkränzen liegt auf der vorderen (der Bauch-) Seite die Mundöffnung; dieselbe führt in einen kurzen Oesophagus, dieser wieder in einen weiten, kugelförmigen Mitteldarm, der sich nach unten in einen kurzen, trichterförmigen Enddarm fortsetzt; dieser mündet in der am unteren Pole gelegenen Afteröffnung nach aussen.

¹⁾ S. Lovén, Beobachtungen über die Metamorphose von Anneliden. Wiegmann's Arch. 1842, pag. 302. (Übersetzt aus den K. Vetenskaps Academiens Handlingar 1841.)

²⁾ Annals Lyceum. Nat. hist. of New-York. Vol. VIII. June 1896, pag. 303.

³⁾ A. Schneider: Ueber Bau und Entwicklung von Polygordius. Müller's Arch. 1838.

Am oberen Pole ist die Larve mit zwei symmetrisch gelegenen Augenflecken versehen.

Gehen wir nun genauer auf den Bau der einzelnen Organe der Larve ein. Die Hautschichte der Larve ist nicht überall von derselben Beschaffenheit, sondern zeigt in verschiedenen Regionen des Körpers mannigfache Differenzirungen. Vom morphologischen Standpunkte (der durch die späteren Entwicklungsvorgänge begründet wird) können wir die Regionen folgendermassen unterscheiden. Den grösseren Theil der Larve, und zwar den oberen sphäroidischen Theil bezeichnen wir als Kopf, den kleineren, unteren, kegelförmigen Abschnitt als Rumpf. Demnach werden wir von nun an den Scheitelpol als vorderen, den Afterpol als hinteren Pol bezeichnen. Am Kopfe selbst werden wir drei Regionen nach ihrem verschiedenen Baue unterscheiden: Erstens die vordere Region, welche nach hinten vom präoralen Wimperkranze begrenzt wird; wir werden dieselbe als Scheitelfeld bezeichnen, welches an dem vorderen Pole eine mit den Augenflecken versehene Verdickung die Scheitelplatte trägt; zweitens die mittlere Kopfregion oder die Region der oralen Wimperkränze und drittens die hintere oder postorale Kopfregion.

Die Haut besteht überall aus einer äusserst dünnen Cuticula — nur an der Basis des präoralen Wimperkranzes zeigt sich dieselbe wesentlich verdickt — und aus einer darunter liegenden Zellschichte. Am besten lässt sich die Cuticula durch Maceration mit sehr verdünnter Essigsäure oder Ueberosmiumsäure darstellen (Fig. 46). Den zelligen Bau der unteren Schichte kann man an dem äusserst durchsichtigen und optisch homogenen lebenden Objecte nicht erkennen, wohl aber nach Behandlung desselben mit Reagentien.¹⁾ (Taf. V.) Die Zellschichte besteht in der Rumpfregeion aus einer einfachen Lage epithelartig angeordneter, zwar nicht hoher, aber doch beinahe cubischer Zellen, an der Bauchseite sind dieselben ein wenig schmaler und höher als am Rücken; in der Kopfregion aber verhält sich die Zellschichte nicht so gleichmässig, sondern ist zu verschiedenen Organen differenzirt. In dem grössten Theile der Kopfregion, nämlich im Scheitelfelde und in der postoralen Kopf-

¹⁾ Ich habe zum Zwecke der histiologischen Untersuchung der Larve meist Präparate auf folgende Art angefertigt: Einwirkung von 1% Ueberosmiumsäure (1 bis 2 Minuten), sodann 40% Alkohol, hierauf mit Pikrocarmin gefärbt, dann 40%, 90% absoluter Alkohol, Nelkenöl, Canadabalsam. Die ganze Procedur wird auf dem Objectträger vorgenommen und nimmt kaum mehr als fünf Minuten in Anspruch.

region finden wir unter der Cuticula nur eine sehr dünne Protoplasmaschichte, in welcher in weiten Abständen die stark abgeplatteten Kerne eingebettet sind. Zellgrenzen konnte ich hier bei der angewendeten Präparationsmethode nicht nachweisen. Viel complicirtere Differenzirungen zeigt das Ectoderm in der Region der Wimperkränze und in der augentragenden Scheitelplatte.

Wir wollen uns vorerst der Region der Wimperkränze zuwenden. Es werden hier selbst die Detailverhältnisse unsere Aufmerksamkeit in Anspruch nehmen, denn wir werden späterhin (im zweiten Theile dieses Aufsatzes) sehen, dass diese Bildungen von grosser Wichtigkeit für die Erkenntniss der Morphologie einer sehr umfangreichen Gruppe von Thieren sind.

Der präorale Wimperkranz besteht aus einer doppelten Reihe von langen Flimmergeisseln ¹⁾, welche einem ringförmigen, stark vorspringenden, dunkler pigmentirten Zellwulste eingepflanzt sind. Bei näherer Untersuchung sieht man leicht, dass den zwei Reihen von Geisseln zwei Reihen von Zellen als Geisselträger entsprechen. Diese Zellen sind von sehr regelmässigem Bau und Anordnung. In Fig. 37, wo ein Stück der Wimperkranzregion in der Flächenansicht nach einem gefärbten Präparate abgebildet ist, sehen wir, dass die scharf viereckigen Zellen eine regelmässige Doppelreihe bilden; die Zahl und Grösse der Zellen in der oberen Reihe stimmt vollkommen mit der der unteren, ja sogar die queren Zellgrenzen stimmen genau überein. Jede der länglich viereckigen Zellen trägt eine Anzahl reihenweise angeordneter Geisseln, ein Bruchstück der Geisselreihe. Die einzelnen Zellen haben eine sehr regelmässige, rechtwinklig prismatische, scharfkantige Form. Sie besitzen ein dunkles, grobkörniges Protoplasma und einen kugeligen Kern mit Kernkörper (Fig. 39). An ihrer Oberfläche sind diese Zellen mit einer sehr dicken, homogenen Cuticula versehen, welche von einer Reihe von Porenkanälen durchsetzt ist, in welche die Geisselreihe eingepflanzt ist. Die Porenkanäle zeigen in der Mitte ihres Verlaufes eine kleine, scharf ausgeprägte Anschwellung, deren Inhalt mit Carmin stärker tingirbar ist, als die übrigen Theile der Geissel. Am vorderen Rande ist diese doppelte Zellreihe der Geisselträger von einer Zellenmasse begleitet, die an der Bildung des präoralen Ringwulstes mit theilnimmt. Diese

¹⁾ Der doppelte vordere und einfache hintere Flimmerkranz sind schon von Schneider angegeben worden, l. c. pag. 58.

Zellen, die ebenfalls eine ansehnliche Dicke besitzen, sind unregelmässiger angeordnet; Zellgrenzen konnte ich hier nicht mit Sicherheit unterscheiden; sie besitzen ein dunkles Protoplasma und runde kleinere Zellkerne. Ihre charakteristische histiologische Eigenthümlichkeit besteht darin, dass sie eine grosse Anzahl stark lichtbrechender Kugeln enthalten. Dieselben sind zum Theil wahrscheinlich Fettkugeln; theilweise aber bestehen sie aus einer Substanz, welche durch Carmin tingirbar ist und auch in ihrem optischen Verhalten eine grosse Aehnlichkeit mit Eiweissmassen besitzt, wie solche z. B. in den Entodermzellen der eiweiss schluckenden Annelidenembryonen (*Lumbricus*, *Criodrilus*, *Nepheleis*) sich finden. Jedenfalls scheint es mir zweifellos zu sein, dass diese Ectodermzellen aufgespeichertes Nahrungsmateriale nach Art von Fettgewebe enthalten. Dasselbe ist wahrscheinlich zur Ernährung der benachbarten Geisselträger bestimmt, welche bei ihrer bedeutenden Function, als beinahe ausschliessliche Bewegungswerkzeuge der Larve einer besonderen Ernährungs Einrichtung bedürfen. Auch ein Kranz von gelben Pigmentflecken, die aus kleineren gruppenweise vereinigten hellgelben Fetttropfen bestehen, gehört dieser Zellmasse an.

Der hintere postorale Wimperkranz besteht aus einer einfachen Reihe viel zarterer Flimmerhaare, die auch einer einfachen Zellreihe angehören. Diese Zellen sind viel niedriger, als die des präoralen Flimmerkranzes; sie haben eine nur schwach verdickte Cuticula, die von einer Porenreihe, zum Durchtritt der Wimperhaare durchbohrt ist.

Der Zwischenraum zwischen dem präoralen und postoralen Wimperkranze hat die Form einer seichten Rinne, die von dünnen platten Zellen gebildet ist. Diese Rinne ist an ihren beiden Rändern mit sehr zarten Flimmerhaaren bedeckt (Fig. 38). Die Bewegung dieser Flimmerhaare führt bauchwärts zur Mundöffnung. In der Umgebung des Mundes sind die Zellen höher, dichter angeordnet und mit kräftigeren Wimperhaaren versehen (Fig. 35).

Während die mächtigen Geisseln des präoralen Wimperkranzes vornehmlich zur Fortbewegung der Larve dienen, scheint der hintere Flimmerkranz und die Flimmerrinne zur Nahrungsaufnahme in näherer Beziehung zu stehen.

Ich muss hier noch eines morphologisch wichtigen Verhältnisses in Betreff der Wimperkränze erwähnen. Die Wimperkränze sind nämlich an ganz jungen Larven nicht vollkommen geschlossen, sondern in der Rückenlinie unterbrochen (Fig. 41).

Hier gehen dieselben jederseits in einen Wulst von indifferenten Zellen über. Man kann sich überzeugen, dass von diesem Zellenwulste aus das Wachstum der Flimmerapparate erfolgt. Man sieht von hier aus sämtliche Zellreihen sich differenzieren; namentlich an den Zellen des präoralen Wimperkranzes kann man gut beobachten, wie sie hier kleiner und kürzer (in Bezug auf ihre in der Längsrichtung des Wimperkranzes gelegene Dimension), gegen die Bauchseite zu immer länger werden. Nachdem sich die Wimperkränze durch Vereinigung geschlossen haben, gleicht sich die Grösse der Zellen durch Wachstum der jüngeren Zellen des Rückens wieder aus.

Die angestragene Scheitelplatte ist die Anlage des vorderen Kopfganglions (oberes Schlundganglion). Trotzdem sie von dem Stadium an, welches wir hier betrachten, noch eine bedeutende Weiterentwicklung durchzumachen hat, ist dennoch nicht daran zu zweifeln, dass die Scheitelplatte schon in diesem Stadium als centrales Nervensystem der Larve fungirt.

Die Scheitelplatte ist hier eine querovale Ectodermverdiekung, die aus kleinen Zellen, mit rundlichen oder etwas eckigen Kernen und feinkörnigem Protoplasma, besteht, die in der mittleren Region der Scheitelplatte in mehrfacher, gegen den Rand zu in einfacher Schichte angeordnet sind. In der untern der Bauchseite angehörenden Hälfte der Scheitelplatte zeigt sich eine hellere, umschriebene Stelle (Fig. 36), die bei genauerer histologischer Untersuchung sich als jene charakteristische, helle, mit Carmin wenig tingirbare Nervenfasersubstanz erweist, die in den Nervencentren der Wirbellosen öfters als „Leydig'sche Punktsubstanz“ bezeichnet wird. Der Scheitelplatte eingelagert finden wir die zwei mit lichtbrechenden Körpern versehenen Augenflecken. Die Pigmentflecken bestehen aus dunklen, schwarzbraunen Pigmentkörnchen, die in dünner, einfacher Schichte die innere Hälfte der Oberfläche der kugelförmigen, lichtbrechenden Körper bedecken (Fig. 55). Wegen der ihn umgebenden dunkeln Pigmentkörnchen ist es schwierig den lichtbrechenden Körper genauer zu untersuchen. Doch scheint es mir nach Untersuchung einiger günstigerer Präparate, dass er aus hellen, prismatischen, mit kleinen blassen Kernen versehenen Zellen zusammengesetzt sei. Ich kann nicht entscheiden, ob die Pigmentkörnchen den Zellen des lichtbrechenden Körpers oder den umgebenden Zellen der Scheitelplatte angehören.

Die Bedeutung der Scheitelplatte als centrales Nervensystem wird dadurch unzweifelhaft sichergestellt, dass ein vielverzweigtes

peripherisches Nervensystem von derselben seinen Ursprung nimmt (Fig. 51). Das periphere Nervensystem liegt in seinem ganzen Verlaufe — vom Ursprung an der Scheitelplatte bis zu den feinsten Verzweigungen hin — dem Ectoderm überall dicht an. Von der Scheitelplatte gehen 6 Nervenstämme aus, von denen, wie es der symmetrische Bau der Larve fordert, 3 der rechten und 3 der linken Körperseite angehören. Der mächtigste der 3 Nervenstämme geht von der seitlichen Begrenzung der Scheitelplatte aus, und lässt sich am Scheitelfelde in geradlinigem Verlaufe bis zum präoralen Wimperkranze hin verfolgen. Dieser Nerv besteht aus einer einfachen, sehr zart contourirten Faser, in deren Verlaufe 4 grosse Ganglienzellen eingelagert sind, am Wimperkranze endet sie mit einer 5^{ten} Anschwellung, die von einigen kleineren Zellen gebildet ist. Von den 4 eingeschalteten Ganglienzellen nehmen ventrale und dorsale Ausläufer ihren Ursprung, die die weitere Verästelung des Nerven vermitteln. Jede dieser 4 Ganglienzellen hat demnach 4 Ausläufer, von denen 2, den Hauptnervenstamm zusammensetzend, die Verbindung der Ganglienzellen untereinander und mit dem Centralnervensystem herstellen, während die 2 anderen, nach der Bauch- und Rückenseite gerichteten Ausläufer die peripherische Verästelung besorgen. Die Ganglienzellen zeigen an den gefärbten Präparaten (Fig. 53) das charakteristische feinkörnige Protoplasma und einen schönen runden Zellkern; eine besondere constante Eigenthümlichkeit desselben sind doppelte Kernkörperchen. Die Ganglienzellen liegen, wie das gesamte peripherische Nervensystem, der Hautschichte unmittelbar an. Die peripherischen Ausläufer der Ganglienzellen verlaufen in sanfter Krümmung parallel dem Seitenrande des Scheitelfeldes und demnach auch parallel zu einander, so dass sie 4 concentrische Bogenlinien bilden. In ihrem Verlaufe geben sie einzelne Nervenfasern ab, die, sich weiter verästelnd, in den Ectodermenzellen des Scheitelfeldes endigen. Gegen die Peripherie des Scheitelfeldes zu lösen sie sich in immer reichere Verästelungen auf; diese bilden zum Theil Anastomosen zwischen den benachbarten Hauptästen, zum grössten Theile aber streben die zahlreichen, feinen Aestchen nach der Peripherie des Scheitelfeldes dem präoralen Wimperkranze zu.

Ausser den zwei Hauptnerven entspringen noch 4 andere viel dünnere Nerven, 2 an der ventralen Peripherie der Scheitelplatte, die ventralwärts, 2 an der dorsalen Peripherie, die dorsalwärts in ziemlich geradlinigem Verlaufe ziehen (Fig. 51), und

sich nur in eine geringere Anzahl von Aestchen auflösen. — Die Zahl der Verästelungen des gesammten peripherischen Nervensystems ist ausserordentlich bedeutend. Schon diejenigen Zweige, die zu den Zellen des Scheitelfeldes ziehen, sind so zahlreich, dass bei der verhältnissmässig geringen Anzahl der Zellen, auf jede Zelle wie mir scheint, eine Nervenendigung entfällt. — Bei stärkeren Vergrösserungen kann man wahrnehmen, dass die Zellen des Scheitelfeldes und auch die der Scheitelplatte mit äusserst dünnen und dabei ziemlich langen, büschelweise über jedem Zellkerne eingepflanzten Flimmerhaaren versehen sind. Diese Büschel bilden auf der Scheitelplatte, wo die Zellen sehr dicht angeordnet sind, einen förmlichen Wald von Flimmerhaaren (Fig. 43), während sie sonst am Scheitelfelde (Fig. 42) in weiten Abständen von einander stehen. Die Flimmerhaare zeigen nur seltene und schwache active Bewegungen und es scheint mir sehr wahrscheinlich, dass ihre Function eher in einer Sinnesempfindung, als in einer Bewegungsleistung bestehe. — Die feinsten Nervenverästelungen am Scheitelfelde lassen sich bis unter die Insertionsstelle der Flimmerbüschel, also bis in die Gegend der Zellkerne, verfolgen (Fig. 45). — Die weit zahlreicheren gegen den Rand des Scheitelfeldes zustrebenden Nervenverästelungen lassen sich bis gegen den präoralen Wimperkranz hin verfolgen, sie sind der Zahl nach gleichmässig im ganzen Umkreise vertheilt. Es ist kaum zweifelhaft, dass diese Verästelungen zur Innervirung der grossen geisseltragenden Zellen bestimmt sind, die ja das Bewegungsorgan der Larve bilden und auch in ihrer Bewegung der Willkür unterworfen zu sein scheinen. Leider liessen sich die Nervenendigungen nicht direct bis in die Geisselzellen verfolgen, da die Geisselzellen gegen das Scheitelfeld zu von den oben erwähnten, mit Fetttropfen erfüllten Ectodermzellen verdeckt sind, die hier alle feineren Details dem Anblicke entziehen.

Die Hauptstämme des peripherischen Nervensystemes wurden schon von Schneider¹⁾ (an älteren Larvenstadien) gesehen; da er aber die Verästelungen übersah, hielt er dieselben für Muskelfasern. Er schreibt denselben Contractilität zu und sagt, dass das Scheitelfeld durch dieselben ringförmig eingeschnürt werde. Diese Meinung ist eine irrthümliche. Die Einschnürungen beruhen nicht auf einer Contractilität der Fasern. Wenn nämlich die Scheitelplatte durch die später zu erwähnenden Längsmuskeln etwas ein-

¹⁾ l. c.

gezogen wird, so erleidet das Scheitelfeld zuweilen Faltungen, die sich oft in ihrem Verlaufe an die Hauptnervenzstämme halten, da die letzteren gleichsam rippenartige Verdickungen der dünnen Leibeswand bilden.

In späteren Stadien, wo der Kopf der Larve zu bedeutenderer Grösse heranwächst, werden namentlich die gegen den Wimperkranz zustrebenden Verästelungen und deren Anastomosen noch viel reicher. Auch schieben sich dort neue Ganglienzellen in den Verlauf der Nerven ein (Fig. 52). Nach den Lagerungsverhältnissen ist es am wahrscheinlichsten, dass die Bildung dieser neuen Ganglienzellen von den unmittelbar darüberliegenden Ectodermzellen abzuleiten sei. — Dies sowohl, als auch die ganz innige Anlagerung des gesammten peripherischen Nervensystems an die Hautschichte, lassen mich vermuthen, dass dieses peripherische Nervensystem gerade so wie das centrale (Scheitelplatte) seinem Ursprunge nach auch dem Ectoderm angehöre.

Während ich am Scheitelfelde ein so reich ausgebildetes Nervensystem fand, konnte ich in den übrigen Theilen der Larve keine Spur von Nervenfasern nachweisen.

Ich will nun zur Beschreibung der Mesodermgebilde übergehen. Ich fasse hier eine Anzahl von Bildungen zusammen, deren Deutung als Mesodermgebilde nicht nur durch ihre Lagerung und Beschaffenheit, sondern auch namentlich durch Vergleichung mit den Embryonen der *Oligochaeten* eine sichere Stütze erhält. Da wir die Mesodermgebilde im Rumpfe in einem wenig differenzirten Zustande antreffen, während sie im Kopfe von einer Anzahl functionirender Organe repräsentirt sind, so wollen wir mit den ersteren beginnen.

Zu beiden Seiten des kegelförmigen Rumpfes, etwas mehr der Bauchseite genähert, zeigen sich zwei schmale verdickte Streifen der Leibeswand. Diese Verdickungen sind dadurch gebildet, dass an jenen Stellen unterhalb des Ectoderms (der Hautschichte) eine zweite, scharf abgegrenzte Schichte gelegen ist — die in zwei Zellstreifen angeordnete Mesodermsschichte (Fig. 57 und 58). Diese Mesodermstreifen bestehen in jüngeren Individuen (Fig. 57) aus einer einfachen Zellschichte. Sie sind, namentlich in diesen früheren Stadien, vorne breiter, während sie am Hinterende aus einer einzigen Reihe von Zellen bestehen, welche sich bauchwärts krümmt, um dicht vor dem After mit einer auffallend grossen Mesodermzelle abzuschliessen. Die beiderseitigen zwei

grossen Mesodermzellen liegen dicht vor dem After, wo sie in der Medianebene der Larve mit einander in Berührung stehen.

Die Mesodermstreifen liefern im weiteren Verlaufe der Entwicklung die Ursegmente, aus welchen sich sodann alle Mesodermgebilde der Rumpfsegmente entwickeln. Die Uebereinstimmung dieser Mesodermstreifen mit denen der Oligochaeten ist augenfällig. Es ist auch sehr wahrscheinlich, dass die am Hinterende der Mesodermstreifen in der Medianlinie aneinanderliegenden, grossen Mesodermzellen, die Urzellen des Mesoderms repräsentiren, von welchen wie bei den Oligochaeten ¹⁾ (und auch bei *Unio* ²⁾ und *Pedicellina* ³⁾ das gesammte Mesoderm seinen Ursprung nahm.

Die Mesodermstreifen stehen ausschliesslich mit dem Ectoderm in Contact, von dem Darmcanale sind sie durch die geräumige Leibeshöhle der Larve getrennt. (Vergl. Fig. 82 und 83.)

In älteren Stadien (Fig. 58) der noch ungegliederten Larve haben die Urzellen ihren Contact in der Medianebene verloren, die Mesodermstreifen sind an ihrem Hinterende nicht mehr so stark verschmälert: in ihrem vordersten Abschnitte bestehen sie nicht mehr aus einer einfachen, sondern aus einer doppelten Zellenlage.

Ausser den Mesodermstreifen finden wir noch einige differenzirte, functionirende Mesodermzellen im Rumpfe; es sind dies einige zarte Muskelfäden, die zwischen Hinterdarm und Leibeswand ausgespannt sind.

Von den Mesodermgebilden des Kopfes fällt vor Allem jederseits ein grosser, starker Muskelfaden auf, der vom Vorderende des Mesodermstreifens frei durch die Leibeshöhle zur Scheitelplatte hinzieht, an welcher er, dicht unter dem Augenflecke seine Insertion findet. Dieser Muskel besitzt die Form eines cylindrischen Fadens. An seiner Insertionsstelle ist er etwas verbreitert; bei starker Vergrösserung kann man an diesem Muskelfaden eine stärker lichtbrechende, und, wie es scheint, consistentere Rindenschichte und eine innere Marksubstanz unterscheiden. Bei sehr starken Contractionen des Muskels legt sich die Rindenschichte in feine Querrunzeln, so dass man bei schwacher Vergrösserung einen quergestreiften Muskel zu sehen glaubt. Der Muskelfaden

¹⁾ Kowalewsky, Embryolog. Studien.

²⁾ Rabl. Ueber die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel, Jen. Zeitschr. f. Naturw., X. Bd., 3. Hft. 1876.

³⁾ B. Hatschek. Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicellina elinata*, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIX, pag. 502. 1877.

besteht aus einer einzigen Zelle; den Zellkern findet man in seiner Anschwellung, mit welcher er an der Scheitelplatte inserirt. — Ausser diesem Muskelfaden inserirt sich noch ein zweiter, ebenfalls paarig vorhandener, ventralwärts von demselben an der Scheitelplatte; er erstreckt sich frei durch die Leibeshöhle zum Oesophagus hin, an welchem er seine zweite Insertion findet. Er hat eine ähnliche Structur, wie der erstere, ist aber bedeutend dünner. Der Effect, den diese Muskelfäden bei ihrer Contraction üben, besteht hauptsächlich darin, dass sie die Scheitelplatte trichterförmig nach innen ziehen: dies erfolgt gewöhnlich bei Erschütterung oder sonstiger Insultirung der Larve. Der Längsmuskel, der im schlaffen Zustande sich lose zu beiden Seiten des kugeligen Darmes krümmt, schnürt diesen, indem er bei seiner Contraction geradelinig wird, in der Mitte ein. Lovén¹⁾, der die Larven in diesem Zustande sah, beschrieb 2 Magenkammern.

Wir finden noch andere Muskeln von abweichendem Baue im Kopfe vor. Erstens eine paarig vorhandene grosse Mesodermzelle in der Rückenhälfte des Kopfes; diese besitzt die Form einer verästelten Bindegewebszelle, sie zeigt in ihrem mittleren, spindelförmig verdickten Theile den Zellkern; von diesem spindelförmigen Theile strahlen zahlreiche dünne, auch verästelte Fortsätze nach vorne und hinten zu und finden ihre Insertion vorne an der Rückengegend des Scheitelfeldes und hinten am Vorderande der Rumpfwand. Diese Ausläufer der Zelle zeigen eine viel geringere Contractilität als die vorhin beschriebenen Muskelfäden.

Unterhalb des präoralen Ringwulstes finden sich im ganzen Umkreise spindelförmige Mesodermzellen gelagert, die wahrscheinlich befähigt sind, geringe Gestaltveränderungen des Ringwulstes herbeizuführen.

Wir finden im Kopfe ferner noch einige zarte Muskelfäden, die zwischen Oesophagus und benachbarter Leibeswand gespannt sind und als Dilatatoren des Oesophagus fungiren; sie inseriren sich am Oesophagus mit einer kleinen Anschwellung, in welcher sich der Zellkern befindet, nach der anderen Seite, an der Leibeswand befestigen sie sich mit einigen zarten Ausläufern. Sie sind symmetrisch zu beiden Seiten angeordnet. (Fig. 34.)

Ausser den hier beschriebenen Muskelzellen habe ich in einigen meiner Skizzen noch einzelne andere verästelte Mesodermzellen gezeichnet, die ebenfalls am Ectoderm ihre Insertion haben.

¹⁾ l. c.

Wir haben nun noch ein Organ zu erwähnen, welches seiner Entstehung nach wahrscheinlicher Weise ebenfalls dem Mesoderm angehört. Es ist dies ein hohler flimmernder Excretionscanal, der, an dem Längsmuskel des Kopfes angeheftet, in der Leibeshöhle des Kopfes sich befindet. Dieser zarte, flimmernde Canal verläuft in der hinteren Hälfte des Kopfes parallel mit dem Längsmuskel, an dessen dorsaler Seite, bis zum hinteren Ende desselben, wo er ihn kreuzt und ventralwärts von dessen Insertionsstelle am vorderen Rande des Rumpfes nach aussen mündet (Fig. 65). Der Excretionscanal steht an seinem vorderen Ende mittelst eines offenen Trichters mit der Leibeshöhle in directer Verbindung. Der zierliche Trichter ähnelt einer offenen Blumenkrone; er besteht aus einer dünnen Membran, welche durch Längsrippen, ähnlich den Spangen eines Regenschirmes gestützt wird. Der Trichter, der oft — wie die Flimmertrichter der Rotatorien — in zitternder Bewegung ist, ist an seiner inneren Oberfläche mit feinen Wimperhärchen bedeckt; er führt in das etwas erweiterte Anfangsstück des dickwandigen Excretionscanals ein. In dem Lumen des Canales bringt die lebhaft flimmernde Erscheinung einer sich gegen die äussere Mündung fortbewegenden Wellenlinie hervor. Die Wandung des Excretionscanales ist mit feinen Secrettröpfchen erfüllt. An den gefärbten Präparaten (Fig. 49), kann man eine Anzahl von Zellkernen in dem feinkörnigen Protoplasma des Excretionsorgans erkennen. Von den Kernen entfallen etwa 4 auf die Länge des Canals, dem Trichter kommen 1 bis 2 Kerne zu. Wenn man annimmt, dass jeder Kern einer Zelle angehört — es war mir zwar nicht möglich Zellgrenzen zu unterscheiden — so kann man den Trichter aus 1 bis 2 Zellen zusammengesetzt auffassen, während der Canal aus etwa 4 hintereinanderliegenden durchbohrten Zellen besteht, wie wir solche nach den Untersuchungen von Claparède¹⁾, namentlich aus den Segmentalorganen von *Lumbricus* kennen.

Dieser Excretionscanal geht schon im ungegliederten Stadium eine Weiterentwicklung ein, indem sich an ihm ein dorsaler Querast, längs der vorderen Rumpfgrenze der Leibeshöhle anliegend, entwickelt, der ebenfalls mit einem Flimmertrichter von demselben Bau, wie der erste, versehen ist. Das gemeinschaftliche Endstück des zweiästigen Excretionsorganes

¹⁾ Claparède, Histologische Untersuchungen über den Regenwurm. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1869.

verläuft dorsoventral in der Richtung des secundären Astes (Fig. 68)¹⁾.

Der Darmcanal der Larve besteht, wie schon erwähnt, aus 3 Abtheilungen, welche in Bau und histologischer Beschaffenheit scharf von einander gesondert sind. Es ist wahrscheinlich, dass nur der Mitteldarm vom Entoderm gebildet ist, Oesophagus und Hinterdarm aber als secundäre Ectodermeinstülpungen entstanden. Der Oesophagus (vergl. Fig. 34) beginnt mit ziemlich weiter, trichterförmiger Mundöffnung und zeigt an seinem hinteren Ende, wo er in den Magen mündet, eine Verengerung seines Lumens durch einen diaphragmaartig vorspringenden Wulst. Die Wandung des Oesophagus besteht aus einem einfachen, mit kräftigen Flimmercilien versehenen Cylinderepithel; an der inneren Mündung sind die Zellen etwas höher und bilden so den diaphragmaartigen Wulst. Die Zellen dieses Wulstes tragen an ihrem gegen die Magenöhle gerichteten Rande einen Kranz von eigenthümlichen, langen, kräftigen, winkelig gebogenen Wimpern. Diese Wimpern, die an ihrer Insertionsstelle beweglich sind, aber sonst wenig ihre starre Form verändern, bilden eine Art Reussenapparat, der den Nahrungstheilchen den Eintritt in die Magenöhle gestattet, den Rücktritt in den Oesophagus aber verhindert. Von den am Oesophagus sich inserirenden Muskeln, die bei der Nahrungsaufnahme den Oesophagus erweitern, war schon oben die Rede. — Die Nahrung gelangt nun in den weiten hohlkugelförmigen Magen, in welchem sie von den feinen Wimpern der Entodermzellen rotirend umhergetrieben wird. Die Entodermzellen des Magens zeigen überall eine ziemlich gleichmässige Dicke, nur in der Region an der Bauchseite, dicht hinter der inneren Oesophagusmündung sind sie etwas höher als in der übrigen Magenwandung. Sie sind im lebenden Thiere von ziemlich stark lichtbrechender Beschaffenheit und enthalten öfters auch noch Tropfen von stärker lichtbrechender Substanz in ihrem Innern. Man kann schon am lebenden Objecte die unregelmässig verlaufenden Zellgrenzen wahr-

¹⁾ Als ich in den älteren Stadien der ungegliederten Larve den zweiästigen Excretionscanal auffand, tauchte mir die Frage auf, ob ich nicht bei den jüngeren Stadien den queren Ast übersehen hätte; ich konnte aber die jüngeren Stadien nicht wieder zur Untersuchung erhalten. An den conservirten Präparaten liess sich die Frage nicht mit vollkommener Sicherheit entscheiden, doch bestärkte mich die Untersuchung der Präparate in meiner alten Anschauung, die auch der obigen Darstellung zu Grunde gelegt ist. Diese Anschauung wird auch dadurch gestützt, dass sich (wie wir sehen werden) im weiteren Verlaufe der Entwicklung die Zahl der Flimmertrichter noch weiter vermehrt.

nehmen, wenn auch nicht immer mit derselben Deutlichkeit. Es scheint dies von den verschiedenen Verdauungszuständen abzuhängen. An gerärbten Präparaten gewinnt man einen noch besseren Einblick in die Structur dieser Zellen. Man erkennt dann, dass das Protoplasma der Zellen an der Peripherie derselben dichter angeordnet ist, im Innern aber, von einer helleren Substanz und von zahlreichen kleinen hellen Tröpfchen durchsetzt, ein reticuläres Gefüge besitzt. Der etwas abgeflachte Kern der Entodermzelle liegt an der inneren, dem Darmlumen zugekehrten Peripherie. Die unregelmässigen Zellgrenzen sind manchmal nur schwer wahrzunehmen, in anderen Fällen treten sie wieder mit grösster Deutlichkeit hervor. In diesem Falle scheinen mir aber nicht blosse Zellgrenzen vorzuliegen, sondern die sehr breiten körnchenreichen Contouren scheinen mir durch die Anhäufung des Protoplasmas an den Zellgrenzen bedingt, es sind dies demnach eigentlich nicht die Zellgrenzen, sondern die Protoplasmaiwände, die hier zur Anschauung kommen.

Diese Entodermzellen bieten uns principiell dieselben Erscheinungen, die wir bei vielen eiweissaufnehmenden Embryonen, (von *Lumbricus*, *Criodrilus*, *Nephelis*, *Gastropoden* und *Heteropoden*,) viel schärfer ausgeprägt finden. Fol¹⁾ deutete hier diese Erscheinungen als Aufspeicherung von eiweissartigen Massen in den Entodermzellen der Embryonen. Wir sehen nun, dass auch bei der freilebenden Larve eine ähnliche, wenn auch nicht so hochgradige Aufspeicherung umgewandelter Nahrungsstoffe in den Entodermzellen stattfindet. Es scheint mir, dass dies auf ursprüngliche Eigenthümlichkeiten des histologischen Baues und der Function zurückzuführen sei, welche dem Entoderm einer uralten gemeinschaftlichen Stammform eigen waren; auch die Verhältnisse des Coelenteraten-Entoderms lassen sich hierauf zurückführen.

Der Mitteldarm besteht allseitig aus einer einfachen Entodermzellschicht, mit Zellen des Mesoderms steht er nirgends in Verbindung (Fig. 34).

Der Hinterdarm besteht aus hohen Cylinderzellen, die lange Wimperhaare tragen; mit diesen zum Theil noch in die Höhle des Mitteldarms hineinragenden Wimpern macht der Hinterdarm den Eindruck eines grossen Wimpertrichters. Meist ist seine

¹⁾ Fol 1, H., Études sur le développement des mollusques. Sec. mém. Sur le développement embryonnaire et larvaire des Hétopodes. Archives de zoologie expérimental etc. Vol. V.

Wandung etwas gefaltet und sein Lumen unregelmässig spaltförmig verengt. Beim Auswerfen der Nahrungsreste wird der Hinterdarm durch die an seiner Aussenfläche sich inserirenden Muskelfasern ausgedehnt.

Zweite Entwicklungsperiode. (Fig. 23 und 24.)

Die zweite Entwicklungsperiode ist charakterisirt: durch das Auftreten der Ursegmente und durch Ausbreitung des Mesoderms bis zur Bauch- und Rückenlinie des Rumpfes; zu Ende dieser Periode tritt ein zarter Flimmerkranz am hinteren Körperende auf.

In Betreff der Veränderungen der äusseren Form ist ausser dem allgemeinen Wachsthum ein überwiegendes Zunehmen des Rumpfes zu constatiren; seine stumpf kegelförmige Form verwandelt sich durch überwiegendes Längenwachsthum in eine spitz kegelförmige mit abgestumpftem Afterende. — Bei dieser Längsstreckung der Larve nimmt auch der Mitteldarm eine gestrecktere Form an.

Auch in Bezug auf den inneren Bau betreffen die wesentlichsten Veränderungen den Rumpftheil und wir wollen diese zunächst der Betrachtung unterziehen.

Vor Allem sind es hier die Veränderungen an dem Mesodermstreifen, welche unsere Aufmerksamkeit auf sich lenken werden. Schon im ungegliederten Stadium begannen die Mesodermstreifen, zuerst an ihrem Vorderende, zweischichtig zu werden; dieser Process schreitet immer weiter nach hinten fort. Die zwei Schichten entsprechen der späteren Hautmuskel- und Darmfaserplatte. — Ferner beginnen die Mesodermstreifen sich zu verbreitern und ihr Wachsthum schreitet hiebei gegen die Bauchseite rascher vor, als gegen die Rückenseite. — Als bald differenziren sich die Mesodermstreifen von vorne angefangen zu Ursegmenten. Die Ursegmente sind kurze, durch scharfe Contouren von einander abgegrenzte, hintereinanderliegende Abschnitte, in welche die Mesodermstreifen zerfallen (Fig. 59). Die scharfen Contouren sind dadurch bedingt, dass dort die Zellen des Mesoderms längs einer geraden Linie angeordnet sind, während die Zellgrenzen im Innern der Ursegmente unregelmässig verlaufen. In Fig. 60 sehen wir optische Längsschnitte durch die Leibeswand in der Gegend der Ursegmente. Am lebenden Objecte (Fig. 60, B) sehen wir die scharfe Abgrenzung der Ursegmente; wir nehmen auch in jedem Ursegmente eine zarte Contour wahr, die

Grenze zwischen Darmfaser und Hautmuskelpatte. An den gefärbten Präparaten (Fig. 60 A) kann man sich über den zelligen Bau der Ursegmente orientiren: die dickere Hautmuskelpatte besteht gerade so, wie die dünnere Darmfaserplatte aus einer einfachen Zellenlage: durch Einwirkung der Reagentien ist zwischen den beiden Schichten in jedem Ursegmente ein kleiner Hohlraum aufgetreten.

Während sich die Mesodermplatten immer weiter am Rumpfe ausbreiten, schreitet auch die Differenzirung der Ursegmente immer weiter nach hinten fort. Es bleibt aber noch ein unsegmentirter Theil der Mesodermstreifen übrig, an dessen Hinterende noch immer die grossen Mesodermzellen sich finden. — Wir unterscheiden demnach an dem Rumpfe eine Reihe von Ursegmenten, von welchen das vorderste das älteste, das hinterste das jüngste ist; am Hinterende persistirt aber immer noch ein Rest des ungegliederten Mesodermstreifens, der nach vorne zu immer neue Ursegmente differenzirt, während er sich im hinteren Theile durch Wachsthum fortwährend regenerirt.

Die Ausbreitung der Mesodermplatten schreitet rasch fort und zwar gegen die Bauchseite rascher als gegen die Rückenseite. Da die Ursegmentbildung in den beiderseitigen Mesodermstreifen gleichen Schritt hält, und die beiderseitigen Ursegmente auch in ihrem weiteren Wachsthum sich gleichmässig verhalten, so stossen dieselben bei ihrem Zusammentreffen auf der Bauchseite genau zusammen und verwachsen hier mit einander.

Es ist zu erwähnen, dass die Ursegmente nicht in ihrer ganzen Ausdehnung zweischichtig sind, sondern sich sowohl ventralwärts als dorsalwärts zu einer einfachen, dünneren Schichte verflachen. Bei der Verwachsung in der Bauchlinie ist demnach das Mesoderm dort nur einschichtig. Noch mehr ist das Mesoderm in der gegen den Rücken vorwachsenden Partie abgeflacht. Es besteht dort aus einer einfachen Schichte sehr abgeplatteter Zellen; die Grenzen der Ursegmente sind in dieser dünnen Schichte nicht zu verfolgen, sie reichen also nicht bis zur Rückenlinie hin. Der zweischichtige Theil der Ursegmente, in welchem sich die spaltförmige Segmenthöhle zu bilden beginnt, ist nur auf eine schmale Region beschränkt, die nicht bis zur Bauchlinie reicht und nur ein wenig auf die Rückenfläche übergreift.

Schon während der Bildung der Ursegmente beginnt das Ectoderm an der Bauchseite des Rumpfes sich zu verdicken; diese Verdickung macht während der Ausbreitung der Mesodermplatten

sowohl in ihrer Mächtigkeit als auch in ihrer Ausdehnung gegen das Hinterende zu, stete Fortschritte. Wir werden auf diese Bildung späterhin, bei Schilderung der Querschnitte genauer eingehen.

Im Kopftheile der Larve sind in dieser Entwicklungsperiode nur geringfügige Veränderungen vor sich gegangen.

Die Scheitelplatte hat sich unter Vermehrung ihrer Zellen etwas verdickt und bildet einen schwach vorspringenden Wulst.

Am wesentlichsten sind noch die Entwicklungsvorgänge am Excretionsorgane, an dessen Leistungsfähigkeit durch die Vergrösserung des Gesamtorganismus erhöhte Anforderungen gestellt sind. Das Excretionsorgan, oder, wie wir dasselbe kurzweg nennen wollen, die Kopfniere, hat nicht nur an Grösse zugenommen, sondern es ist an derselben auch eine Vermehrung der Wimpertrichter eingetreten. Die neuen Trichter entstehen dicht neben den alten, wie es scheint durch Theilung derselben, vielleicht auch manchmal durch Neubildung.¹⁾ Man findet im extremsten Falle die Trichter des vorderen Astes auf 2, die des hinteren auf 3 vermehrt, also 5 Trichter an der Kopfniere jeder Körperseite, welches Verhältniss in noch älteren Entwicklungsperioden der Larve das constante ist. In anderen Fällen finden sich vorne 2 und hinten 2, oder vorne 1 und hinten 2 oder 3 Trichter. Das Verhältniss kann selbst in der rechten und linken Seite verschieden sein. — In den ältesten Stadien dieser Entwicklungsperiode beginnen noch andere Veränderungen am Excretionsapparate aufzutreten, die eigentlich den Rumpf der Larve betreffen, da sie die Bildung der Segmentalorgane einleiten. Ich werde diese Entwicklungsvorgänge im Anschlusse an die nächste Entwicklungsperiode besprechen.

Dritte Entwicklungsperiode. (Fig. 25 und 26.)

In dieser Entwicklungsperiode kommen die wesentlichen Organanlagen des Rumpfes zur Differenzirung.

Aeusserlich ist diese Periode charakterisirt: Durch die Umwandlung des Rumpfes von der kegelförmigen zu beinahe cylindrischer Form, unter gleichzeitiger steter Längenzunahme desselben;

¹⁾ Die meisten, von mir beobachteten Verhältnisse lassen mich einen Theilungsprocess der Trichter vermuthen; einzelne Bilder — wie z. B. in Fig. 70, wo in einer noch geschlossenen Trichteranlage eine selbstständige flimmernde Vacuole beobachtet wurde — möchten für Neubildung sprechen.

und durch Auftreten zweier warzenförmiger Erhebungen an der Scheitelplatte, welche die Anlage der Tentakeln bilden.

Wir wollen wieder die Bildungsvorgänge am Rumpfe zuerst der Betrachtung unterziehen.

Wie schon erwähnt, wächst der Rumpf, unter gleichzeitig fortdauernder Neubildung von Segmenten, in die Länge und nimmt unter Verbreiterung des Hinterendes allmählich eine mehr cylindrische Gestalt an.

Die Umwachsung des Mesoderm's wird insofern eine vollkommenere, als die Mesodermsschichte auch am Rücken sich allmählig verdickt und auch die Grenzen der Mesodermsegmente bis dahin vorrücken. Die Segmenthöhlen sind im Stadium der Fig. 25 noch immer zum grössten Theile auf die Bauchseite beschränkt, ohne aber die Bauchlinie zu erreichen. Hier, in der Gegend der Segmenthöhlen, sind die Dissepimente in's Auge fallend, während gegen die Rückenfläche zu nur die Ursegmentgrenzen zu sehen sind.

Im Stadium der Fig. 26 haben sich die Segmenthöhlen schon weiter gegen den Rücken hin ausgebreitet, erreichen aber auch jetzt noch weder Rücken- noch Bauchlinie. Zu beiden Seiten der Bauchlinie zeigt die Hautmuskelpatte starke Verdickungen. Den Bau dieser Verdickungen kann man nur auf Querschnitten genauer erkennen: wir wollen hierauf später zurückkommen.

Wir wollen uns jetzt anderen wichtigen Entwicklungsvorgängen zuwenden, welche am lebenden Objecte zu beobachten sind: der Entwicklung der Segmentalorgane. — Wie schon nach den allgemeinen Entwicklungsverhältnissen des Rumpfes vorauszusetzen ist, entstehen die Segmentalorgane zuerst in den vordersten, ältesten Segmenten und allmählig in den hinteren jüngeren Segmenten. Schon in den letzten Stadien der zweiten Entwicklungsperiode beginnt in dem vordersten Rumpfsegmente die Entwicklung des ersten Segmentalorganes. Wir sehen in solchen Stadien, wo die Segmenthöhlen in den vordersten Segmenten in Form von engen Spalten aufgetreten sind, von der Kopfniere aus, und zwar von jener Stelle, wo sich die beiden Aeste derselben vereinigen, einen feinen, flimmernden Canal nach hinten in die Hautmuskelpatte des ersten Segmentes sich erstrecken, in schwach gegen den Rücken zu gekrümmter Biegung bis nahe an das Hinterende des Segmentes verlaufen und dort blind endigen. (Fig. 70.) Das sehr enge Canälchen ist nur durch die zarte Flimmerbewegung wahrnehmbar, die in seinem Innern von der Kopfniere aus gegen das

blinde Ende zu verläuft. Es lässt sich keine distincte, gegen das übrige Mesoderm abgegrenzte Wandung des Canälchens erkennen. — In ganz ähnlichen Larvenstadien findet man schon weitere Entwicklungszustände dieser ersten Segmentalorgan-Anlage. Zu dem Canälchen, das noch mit der Kopfniere in offener Verbindung steht, ist eine neue Bildung hinzugetreten, ein Flimmertrichter, der dasselbe mit der Leibeshöhle des Kopfes in directe Verbindung setzt: ferner ist das blinde Ende durch eine Oeffnung im darüberliegenden Ectoderm nach Aussen durchgebrochen. Zugleich beginnt sich die Wandung des Canälchens durch Veränderung ihrer Structur von dem übrigen Mesoderm abzugrenzen. (Fig. 71.)

Der Entstehungsort dieses ersten und auch der nachfolgenden Segmentalorgane entspricht der Seitenlinie des entwickelten Polygordius, in welcher auch die äusseren Mündungen der Segmentalorgane liegen. — In weiteren Stadien sehen wir, dass die Communication des ersten Segmentalorganes mit der Kopfniere aufgehört hat. (Fig. 72.) Gleichzeitig sehen wir von diesem Segmentalorgane des ersten Rumpfsegmentes die Bildung des nächstfolgenden ausgehen. Von dem hinteren Ende des ersten Segmentalorganes, dicht vor seiner äusseren Mündung geht ein zweiter Canal aus, der, in der Hautmuskelpatte verlaufend, bis nahe an das Hinterende des zweiten Segmentes vordringt und dort blind endet. Das zweite Segmentalorgan ist demnach durch weiteres Vordringen des ursprünglichen Canälchens entstanden.

Nach demselben Principe geht die weitere Entwicklung der Segmentalorgane vor sich. In einer Larve von ungefähr demselben Stadium, wie die in Fig. 25 abgebildete, sehen wir (Fig. 73) auch das zweite und dritte Segmentalorgan selbstständig nach aussen münden, vom dritten aus aber verläuft ein geschlängelter Flimmercanal continuirlich durch 6 weitere Segmente. Die Segmentalgänge entstehen sodann durch Zerfall dieses einfachen, die Segmente continuirlich durchsetzenden Flimmercanals. In Fig. 74 sehen wir die Anlage der Segmentalorgane der vordersten Rumpfsegmente schon weiter entwickelt, jedes mit seiner besonderen äusseren Mündung. Nur das Segmentalorgan des ersten Rumpfsegmentes besitzt, wie schon erwähnt, einen wohlausgebildeten Flimmertrichter, an den nächstfolgenden ist noch nichts von einem Trichter zu sehen. Es schliesst sich jedes Segmentalorgan noch dicht an das nächst vordere an, wenn auch ein directer Zusammenhang des Lumens nicht mehr stattfindet. — An ihrem hinteren Ende sind die Segmentalgänge scharf gegen den Rücken zu

gekrümmt. — Das vorderste Segmentalorgan zeichnet sich durch lebhaftere Flimmerung und durch deutlich abgegrenzte Wandung aus; an den nachfolgenden kann man eine gegen die übrigen Mesodermelemente abgegrenzte Wandung kaum unterscheiden.

Von solcher Ausbildung zeigten sich die Segmentalorgane bis in das hintere Viertel des Rumpfes, an das letzte derselben schloss sich ein flimmender Canal an, der sich continuirlich durch zwei weitere Segmente erstreckte und dann blind endigte. In den hinteren Segmenten geht demnach die Weiterbildung der Segmentalorgane auf gleiche Weise vor sich wie früher in den vorderen.

In weiteren Stadien, die zwischen dem Stadium der Fig. 29 und 30 stehen, haben sich die Segmentalorgane vollkommen von einander isolirt und sind mit Wimpertrichtern versehen, welche sich in die segmentalen Höhlen öffnen. (Fig. 75.) Diese Trichter weichen in ihrer Form von dem des ersten Segmentalorganes ab, sie sind einfache, kolbige, mit einer trichterförmigen Erweiterung in die Segmentalhöhlen mündende Anschwellungen der Segmentalgänge. Ihre Entstehung konnte ich nicht beobachten. Sicher ist, dass sie — sowie der Trichter des ersten Segmentalorganes — secundär, später als die Segmentalgänge entstehen.

Die Verdickung des Ectoderms an der Bauchseite des Rumpfes nimmt auch in den Stadien der dritten Entwicklungsperiode noch wesentlich zu. Sie bildet die Anlage des Bauchstranges, welcher das Centralnervensystem des Rumpfes repräsentirt. Wir werden den Bau und die Entwicklung des Bauchstranges erst bei Betrachtung der Querschnitte genauer kennen lernen.

Im Kopfsegmente gehen während dieser für die Entwicklung des Rumpfes so bedeutungsvollen Periode nur sehr unbedeutende Veränderungen vor sich. — Die Kopfnieren behalten, nachdem sich ihre 5 Trichter entwickelt haben, ihre Ausbildung bei. — Eine Anzahl verästelter Mesodermzellen, die sich wahrscheinlich vom vorderen Rande des ersten Ursegmentes loslösten, beginnt sich an der Hautschichte des Kopfes auszubreiten. — Die wichtigsten Neubildungen am Kopfe sind zwei neu auftretende Sinnesorgane. Schon im Stadium der Fig. 25 beginnt sich in der Mitte der Scheitelplatte jederseits der Mittellinie innerhalb einer seichten Vertiefung eine warzenförmige Erhebung zu bilden, welche mit feinen starren Sinneshäuschen besetzt ist. Diese soliden Würzchen, die dem Centralnervensystem unmittelbar aufsitzen, sind die Anlagen der Antennen. — Bald darauf im Stadium der

Fig. 26 erscheint zu beiden Seiten der Scheitelplatte, etwas nach dem Rücken zu, je eine Flimmergrube von länglicher, spindelförmiger Gestalt. Es sind einfache Vertiefungen der etwas verdickten Hautschichte, welche mit kurzen, aber starken und äusserst beweglichen Flimmerhaaren versehen sind. (Fig. 54.) Man kann zu den Flimmergruben je einen Nerven verfolgen, der gemeinschaftlich mit dem dorsalen Nerven des Scheitelfeldes von einer an der dorsalen Peripherie der Scheitelplatte gelegenen Ganglienzelle seinen Ursprung nimmt und sich bis zu dem dorsalen spitzen Winkel der Flimmergrube verfolgen lässt. Es kann kaum zweifelhaft sein, dass die Flimmergruben als Sinnesorgane (Geruchsorgane) fungiren.

Vierte Entwicklungsperiode. (Fig. 27—29.)

Die vierte Entwicklungsperiode ist dadurch charakterisirt, dass die Kopfblase hier den Gipfelpunkt ihres Wachsthumms erreicht und der Rumpf eine wurmförmige Gestalt annimmt.

Die Organe des Rumpfes waren schon in den zuletzt beschriebenen Stadien im Wesentlichen angelegt; es beziehen sich daher die Veränderungen desselben in der vierten Periode hauptsächlich nur auf die weitere Ausbildung der definitiven Formverhältnisse und auf histiologische Differenzirung.

Der Durchmesser des Rumpfes wird eingeringerer, während zugleich noch der Bauchstrang und die zu den Seiten desselben liegenden Anschwellungen der Hautmuskelpatte sich noch bedeutend verdicken; daraus resultirt, dass die Leibeshöhle (die den Darmcanal umgebende, primäre) sich im Rumpfe sehr stark verengert. — Auch zeigt sich derjenige Theil des Mitteldarmes, der sich durch den langgestreckten Rumpf hinzieht, sehr verschmälert, so dass er im Gegensatze zu dem vorderen, im Kopfe gelegenen, blasenförmigen Abschnitte eine enge, cylindrische Röhre darstellt, die sich nach hinten in der Region der jüngsten Segmente wieder etwas erweitert.

Eine wesentliche Veränderung, die sich in den Stadien, welche zwischen denen der Fig. 26 und 29 liegen, im Rumpfe vollzieht, besteht darin, dass das Darmfaserblatt — welches ganz getrennt von dem Darne entstand und von demselben durch die primäre, mit der Kopfhöhle in Zusammenhang stehende Leibeshöhle getrennt war — sich an das Darmdrüsenblatt anlegt, wobei die primäre Leibeshöhle vollkommen verdrängt wird. — Wir wollen diesen Process genauer betrachten. Die Segmenthöhlen, die noch im Stadium der Fig. 26 auf die Seiten des Rumpfes beschränkt

waren, dehnen sich zuerst bis zur Rückenlinie, dann auch bis zur Bauchlinie aus. Es sei hier bemerkt, dass es zu einer Verschmelzung der rechten und linken Segmenthöhle nicht kommt, sondern dass dieselben am Rücken und Bauche durch ein dorsales und ventrales Mesenterium getrennt bleiben. Wenn wir die Schichtenfolge des Rumpfes auf dem optischen Längsschnitte in's Auge fassen (Fig. 27), so finden wir zu äusserst Ectoderm, dann Hautmuskelpatte, Segmenthöhle, Darmfaserplatte, primäre Leibeshöhle und Entoderm. — Die Darmfaserplatte, die nur aus einer einfachen Lage dünner, abgeplatteter Zellen besteht, beginnt sich nun zuerst mit jener Stelle, wo sie mit den Dissepimenten zusammenhängt, an das Darmdrüsenblatt anzulegen: zugleich sah ich von den Zellen der Darmfaserplatte feine, verästelte Ausläufer durch die primäre Leibeshöhle zum Darmdrüsenblatte ziehen. — Bei Reizung der Larve, wie z. B. Druck des Deckgläschens, treten lebhaft Contractionen des Rumpfes ein, wobei er sich in seinem vorderen Theile segmentweise einschnürt (Fig. 29); zugleich kann man eine interessante Beobachtung am Darmfaserblatte machen. Dieses contractile Blatt legt sich nämlich unter Verdrängung der primären Leibeshöhle — die Leibeshöhlenflüssigkeit wird, wie es scheint, in die Kopfhöhle getrieben — vollkommen an das Darmdrüsenblatt an. Zugleich wird der Darm dort, wo die Dissepimente sich ansetzen, durch stärkere Contraction ringförmig eingeschnürt, so dass er ganz dieselbe Form zeigt, welche in den späteren Stadien zur definitiven wird. In dem vorliegenden Stadium kann man aber noch immer, bei geeignetem Druck mit dem Deckgläschen, das Entodermrohr innerhalb des Darmfaserrohres zur Verschiebung bringen. In dem hinteren Theile der Larve, in der Region der jüngeren Segmente ist der Darm nicht ringförmig eingeschnürt; aber auch hier ist die primäre Leibeshöhle verdrängt, und das Mesoderm liegt dem Darmdrüsenblatte unmittelbar an, doch scheint der Darm auch hier innerhalb des Mesodermrohres verschiebbar zu sein: die jüngsten Segmente, die Anfangs zu den Seiten des Hinterdarmes liegen, erhalten später jedes seinen Mitteldarmantheil.

Schon vom Stadium der Fig. 26 an beginnen sich allmählig zuerst die ventralen, dann die dorsalen Muskelfelder auszubilden und sie haben im Stadium der Fig. 29 schon eine ziemliche Breite erlangt. In diesem Stadium beginnen sich auch die Quermuskelfasern zu zeigen, die von dem Bauchstrange zur Seitenlinie ziehen. Mit der Ausbildung der Muskeln erreicht der Rumpf eine beden-

tende Contractilität und Beweglichkeit. Die queren segmentweisen Einschnürungen, welche die Larve in ihrem vorderen Rumpfabschnitte hervorbringen kann, scheinen mir auf folgende Weise zu entstehen. Der Rumpf wird durch die Längsmuskeln verkürzt und legt sich in Querfalten, und diese Falten werden durch die Contractilität der Dissepimente meist an die Segmentgrenzen verlegt. In den späteren Stadien, wo die Leibeswand durch Verdickung der Cuticula eine grössere Festigkeit erhält, sind die segmentweisen Einschnürungen nicht mehr zu beobachten.

Im Ectoderm entstehen im Stadium der Fig. 29 Segmentgrenzen als feine Contouren, welche sich auf eine geradlinige Anordnung der Ectodermzellen zurückführen lassen.

Die Kopfblase erreicht in dem vorliegenden Stadium ihre bedeutendste Ausdehnung. Sie nimmt eine ellipsoide Gestalt an, ihr Längsdurchmesser wird von dem Durchmesser der äquatorialen Zone weit übertroffen. Diese Zone hat eine elliptische Form angenommen. Sie dient mit ihren bedeutend vergrösserten Dimensionen den oralen Wimperkränzen zur Ausbreitung, die auch in diesem Stadium den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht haben. Im Uebrigen hat sich am Kopfabschnitt nicht viel verändert. Die Scheitelplatte hat sich verdickt, die Anlagen der Tentakeln sind in die Länge gewachsen und die Kopfnieren haben entsprechend dem Gesamtwachsthum der Larve an Grösse zugenommen.

Es ist noch zu erwähnen, dass auch der hintere Wimperkranz jetzt seine volle Ausbildung erreicht hat. Er besteht aus einer einfachen Reihe starker, langer Wimpergeisseln. Die Beschaffenheit seiner Zellen erinnert an die der Geisselzellen des präoralen Wimperkranzes. Sie zeichnen sich vor den benachbarten Ectodermzellen durch bedeutendere Grösse, grossen runden Zellkern, dunkelkörniges Protoplasma und durch die verdickte Cuticularschichte aus, welche von einer Porenreihe zum Durchtritt der Geisseln durchbohrt ist. (Fig. 48.)

Die Larve schwebt — wie auch in den früheren Stadien — mit ihren Wimperkränzen sich langsam fortbewegend, lothrecht im Wasser.

Wir haben im Vorhergehenden in die Entwicklungsvorgänge des Rumpfes nur insoweit Einblick erlangt, als es die Untersuchung der Larven im lebenden Zustande und an gefärbten Präparaten gestattete. Zur genaueren Erkenntniss der Verhält-

nisse ist aber die Anwendung der Schnittmethode geradezu unentbehrlich. An den jüngsten Larven kann man die sehr einfachen Schichtungsverhältnisse des Rumpfes bei geeigneter Lage des Objectes — die bei der rundlichen Körperform leicht zu erzielen ist — ganz ausreichend an optischen Schnitten studiren. Bei späteren Stadien muss man nothwendigerweise zum Messer greifen.

Der Uebersicht halber wollen wir von der ersten Entwicklungsperiode beginnen und die optischen Durchschnitte des Rumpfes der ungegliederten Larve betrachten. In dem hintersten Ende der Larve sehen wir an der Bauchseite zwischen Haut und Hinterdarm die zwei grossen Urzellen des Mesoderms, in der Medianlinie einander berührend liegen. (Fig. 81.) Etwas weiter vorne (Fig. 82, optischer Durchschnitt von demselben Präparate) sehen wir die concentrischen Wandungen des Mitteldarmes (Entoderm) und der äusseren Haut (Ectoderm), zwischen beiden die geräumige primäre Leibeshöhle. Die Zellen des Ectoderms sind an der Bauchseite etwas höher als an der Rückenseite. Zu beiden Seiten, etwas mehr der Bauchfläche genähert, sehen wir dem Ectoderm je drei Mesodermzellen anliegen, die Durchschnitte der Mesodermstreifen.

In weiter entwickelten Larven beginnen die Mesodermstreifen an ihrem Vorderende zweischichtig zu werden. In Fig. 83 sehen wir einen optischen Durchschnitt durch die vorderste Rumpfregion einer noch ungegliederten Larve. Die Mesodermstreifen zeigen eine äussere Schichte dickerer Zellen, eine innere Schichte mehr abgeplatteter Zellen, die beginnende Sonderung von Haut-muskel- und Darmfaserplatte, die demnach schon früher auftritt, als die Segmentirung des Mesodermstreifens.

In den nachfolgenden Stadien tritt die Differenzirung der Mesodermstreifen in Ursegmente ein; die Ursegmente breiten sich gegen Bauch und Rücken zu aus und die Segmenthöhle beginnt sich zu bilden. Zugleich tritt die Verdickung des Ectoderms an der Bauchseite auf. Da die Differenzirung am Rumpfe von vorne nach hinten vorschreitet, so können wir dieselben Verhältnisse, nur in etwas compacterer Anordnung, auch an den hinteren Segmenten des nächst älteren Stadiums beobachten. Betrachten wir demnach einen Querschnitt aus der Region der hintersten Ursegmente des Stadiums der Fig. 25. Wir sehen hier (Fig. 84) die Querschnitte der zweischichtigen Ursegmente in mächtigerer Ausdehnung. Eine wichtige Erscheinung sehen wir an dem verdickten Ectoderm der Bauchseite; wir finden hier

eine mediane Einstülpung des Ectoderms in der Entstehung begriffen. Man kann diese Einstülpung auch bei Betrachtung des Rumpfes von der Bauchfläche aus an Präparaten der Larve vom Stadium der Fig. 23 an der Anordnung der Zellen erkennen. Die Cuticula scheint an dieser Einstülpung nicht Theil zu nehmen, sondern über den Einstülpungsspalt geschlossen hinwegzugehen.

In dem Schnitte Fig. 85, welcher etwas weiter nach vorne geführt ist — durch ein Segment, dessen Entwicklung etwa der der vordersten Segmente des Stadiums der Fig. 24 entspricht — sehen wir vor Allem die segmentale oder definitive Leibeshöhle auftreten; zu gleicher Zeit besteht noch neben derselben zwischen Darm und Darmfaserblatt die primäre Leibeshöhle. Die Zellen der Darmfaserplatte sind noch dünner, die der Hautmuskelpatte noch höher geworden. Besonders hohe, cylindrische Zellen zeigt dieselbe an der Bauchseite zu beiden Seiten der Bauchverdickung des Ectoderms. In der Bauch- und Rückenlinie ist das Mesoderm noch einschichtig. Die Verdickung des Ectoderms an der Bauchseite ist weiter vorgeschritten: der Einstülpungsspalt ist noch tiefer geworden, die Einstülpung scheint durch Verschiebung der Zellenmassen weiter fortzuschreiten. Man sieht ferner den mittleren Theil der Bauchverdickung durch zwei scharfe Grenzen, die von der inneren Fläche des Ectoderms bis nahe an die äussere Fläche ziehen, von dem übrigen Ectoderm abgegrenzt. Diese mittlere abgegrenzte Masse ist die Anlage des Bauchstranges.

Betrachten wir nun einen Querschnitt, der noch weiter nach vorne durch die am weitesten entwickelten Segmente des Stadiums Fig. 25 geführt ist (Fig. 86). Der Bauchstrang, der noch weiter entwickelt ist, springt beträchtlich nach innen vor. Im mechanischen Zusammenhang mit dieser Erscheinung scheint mir eine wichtige Differenzirung zu stehen, welche hier an dem ventralen Theil der Hautmuskelpatten zu beobachten ist. Schon in Fig. 85 sahen wir eine Gruppe von Zellen der Hautmuskelpatte zu beiden Seiten des Bauchstranges, die eine höhere cylindrische Form besitzen und sich radiär um eine kleine Ausbuchtung der Segmenthöhle anordnen. Diese Ausbuchtung sehen wir nun in Fig. 86 spaltförmig vertieft: dadurch ist eine Anhäufung von Zellen entstanden, welche später das ventrale Muskelfeld liefern; wir sehen diese Zellen regelmässig um den spaltförmigen Hohlraum angeordnet, welcher mit der Segmenthöhle in directem Zusammenhang steht. Nach aussen von dieser Zellmasse sehen wir eine kleinere Zellmasse, von einigen, radiär um einen feinen Hohl-

raum angeordneten Zellen gebildet: es ist dies der Querschnitt der Segmentalorgananlage. Dorsalwärts von dieser Zellgruppe ist die Hautmuskelpatte von einer einfachen Schichte cubischer Zellen gebildet.

Wir wollen die weitere Entwicklung des Rumpfes an Schnitten kennen lernen, die durch eine Larve vom Stadium der Fig. 29 geführt sind. Fig. 87 stellt einen Schnitt aus dem hinteren Drittheil des Rumpfes dar; dessen Verhältnisse entsprechen ungefähr denjenigen eines vorderen Segmentes der Larve vom Stadium der Fig. 26. — Der Bauchstrang ist hier mächtig verdickt und es treten in demselben die Nervenfasenstränge auf. Es sind dies zwei Längsfasestränge, welche den Bauchstrang in seiner ganzen Länge durchziehen. Sie sind in dem dorsalen, dem Darne zugekehrten Theile des Bauchstranges zu beiden Seiten der Mittellinie gelegen und durch eine schmale Brücke von queren Nervenfasern mit einander verbunden. Diese Querfasestränge sind in diesem Stadium nicht auf allen Schnitten der Schnittreihe zu beobachten, da sie nur segmentweise auftreten. Die Nervenfasenstränge scheinen durch fibrilläre Differenzirung (fibrillären Zerfall) der Zellen zu entstehen; wenigstens spricht dafür das massige Auftreten derselben.¹⁾ — Der schmale Einstülpungsspalt des Bauchstranges zeigt an seinem inneren Ende eine kleine Erweiterung. Ueber den Segmentalorganen zeigt das Ectoderm eine bedeutende Anschwellung, welche schon in Fig. 86 sich angedeutet fand. Es ist dies die Seitenlinie, in welcher auch segmentweise die Ausmündungen der Segmentalorgane liegen.

Im Mesoderm sind die wesentlichsten Veränderungen an der ventralen Hälfte der Hautmuskelpplatten vor sich gegangen. Die Hautmuskelpatte hat sich hier in zwei Theile gesondert, die sich sowohl ihrer Lage, als auch ihrer Structur nach von einander unterscheiden: Erstens eine Zellenmasse, welche zu den Seiten des stark nach innen vorspringenden Bauchstranges gelegen ist; die Zellen derselben sind von cylindrischer Gestalt und radiär um den spaltförmigen centralen Hohlraum angeordnet: die Zellkerne liegen in der dem Hohlraum zugekehrten Hälfte der Zellen, das Protoplasma ist in der Umgebung der Kerne von Picrocarmin dunkler gefärbt, als in der äusseren Hälfte der Zellen. In einigen dieser Zellen — der ganze Zellencomplex ist bestimmt,

¹⁾ Vergl. Hatschek, Beitr. z. Entw. d. Lepidoptern. Jen. Zeitschr. für Nat. 1877, Sep. Abdr. Pag. 12.

das ventrale Muskelfeld zu liefern — sind schon die ersten Muskelfasern in Bildung begriffen: wir sehen an der äussersten Peripherie der Zellen, in der helleren Substanz also, stark lichtbrechende Körperchen eingelagert; es sind dies die Querschnitte der ersten in Bildung begriffenen Längsmuskelfasern.

Der spaltförmige Hohlraum steht mit der segmentalen Leibeshöhle gar nicht mehr im Zusammenhange. Er wird von derselben durch die zweite Schichte der ventralen Hautmuskelpatte getrennt. Diese Schichte besteht aus unregelmässigen, rundlichen Zellen und erstreckt sich, die Leibeshöhle ventralwärts begrenzend, vom Bauchstrang bis zur Seitenlinie hin, wo sie auch die Segmentalorgane gegen die Leibeshöhle zu bedeckt. In der dorsalen Region ist die Hautmuskelpatte, wie früher, von einer einfachen Zellenlage gebildet, die Zellen sind aber höher cylindrisch geworden und beginnen sich in ihrer Structur zu verändern; die Kerne der Zellen rücken nämlich gegen die innere, der Leibeshöhle zugekehrte Seite; in der Umgebung derselben ist das Protoplasma durch Picrocarminfärbung dunkler tingirt, als in der nach aussen gekehrten Hälfte der Zellen. Diese Zellen, welche das dorsale Muskelfeld zu liefern bestimmt sind, zeigen dieselben histologischen Veränderungen, wie jene Zellenmassen, die dem ventralen Längsmuskelfelde den Ursprung geben. — Die Segmenthöhle oder secundäre Leibeshöhle ist bis zur Rücken- und Bauchlinie vorgerückt, wo sie aber durch die zweischichtigen Mesenterien in eine rechte und linke Hälfte getrennt bleibt.

Die primitive Leibeshöhle ist hier (Fig. 87) durch die Contraction der Darmfaserplatte verdrängt. Das Darmdrüsenblatt ist durch diese Contraction der Darmfaserplatte an einigen Stellen in Falten gelegt.

An den Schnitten, welche weiter nach vorne durch die älteren Segmente des Stadiums der Fig. 29 geführt sind (Fig. 88), finden wir im Wesentlichen dieselben Verhältnisse. Nur die weitere Ausbildung der Muskelfasern fällt uns in's Auge, die als reihenweise angeordnete, stark lichtbrechende Körper dem peripherischen Theile der cylindrischen Zellen des dorsalen und ventralen Muskelfeldes eingelagert sind. — Wenn wir in der Betrachtung der Schnittreihe von hinten nach vorne vorschreiten, so können wir sehen, dass die einzelnen Muskelfasern, anfangs von viel kleinerem Querschnitt, stetig an Masse zunehmen. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung nehmen diese Längsmuskelfasern an Höhe zu, so dass sie zu plattenartigen Gebilden

werden, die senkrecht zur Hautfläche stehen, je mehr die Ausbildung der Muskelsubstanz zunimmt, desto mehr verringert sich die Protoplasammasse der Zellen, auf deren Kosten sie entstehen.

Die Muskelfasern lassen sich als continuirliche Gebilde durch eine grosse Zahl von Segmenten — ja in den späteren Stadien vom Kopfe bis in das Hinterende des Rumpfes — verfolgen. An dem Aufbau einer solchen langen Muskelfaser nimmt eine grosse Zahl hintereinander liegender Zellen Antheil. — Wenn wir das Verhältniss der Muskelfasern zu den Zellen auf dem Querschnitte betrachten, so sehen wir, dass die Anzahl Muskelfasern viel grösser ist, als die der Zellen. Auch an der Flächenansicht der Hautmuskelpatte (Fig. 62) sehen wir, dass der Quere nach mehrere Muskelfasern dem Bereich einer Zelle angehören, während der Länge nach sich viele Zellen an dem Aufbau einer Muskelfaser betheiligen (Fig. 61). Die Muskelfibrillen entstehen demnach durch Umwandlung des Protoplasmas im Innern von zusammenhängenden Zellreihen.

In Fig. 88 sehen wir auch Muskelfasern gebildet, welche von der Seitenlinie zum Bauchstrang ziehen; es sind einzellige spindelförmige Muskelfäden, welche in der Tiefe der ventralen Endothelplatten entstehen.

Fünfte Entwicklungsperiode (Fig. 30—32).

Die Veränderungen, welche die fünfte Entwicklungsperiode charakterisiren, sind: Umbildung der grossen Kopfblase zur definitiven Form des schlanken Kopfzapfens unter gleichzeitiger Rückbildung der Wimperkränze; Verdickung der Cuticula, die wohl Schlängelungen des Rumpfes nach Bauch- und Rückenseite und in lateraler Richtung erlaubt, nicht aber Einschnürungen der starr cylindrischen Leibeswand zulässt.

Wir wollen vor Allem die Veränderungen am Kopfe eingehender betrachten. — Die bedeutenden Formveränderungen des Kopfes lassen sich im Wesentlichen auf zwei Factoren zurückführen: Verdickung und kegelförmiges Auswachsen der Scheitelplatte — Zusammenziehung der übrigen Leibeswand des Kopfes; die flächenhaft ausgebreiteten, dünnen Ectodermzellen verdicken sich unter bedeutender Verkleinerung ihrer Flächenausdehnung, es nimmt die eine ihrer Dimensionen auf Kosten der anderen zu.

In dem Stadium der Fig. 30 sehen wir die Kopfblase viel kleiner geworden. Sie hat eine kugelige Form angenommen, nachdem sie Stadien durchlaufen hat, die in Bezug auf die äusseren

Umrisse dem Kopfe des früheren Stadiums Fig. 24 ähnelten. Die mächtig verdickte Scheitelplatte hat die Form eines stumpfkegelförmigen Aufsatzes angenommen. Die Ectodermschichte der Kopfblase ist sowohl in ihrem zelligen Theil, als auch in Bezug auf die Cuticula verdickt.

Auch der Ringwulst, welcher den präoralen Wimperkranz trägt, ist bei seiner viel kleineren Ausdehnung viel dicker geworden. Die Geisselzellen haben eine schmälere, hochcylindrische Form angenommen. Merkwürdiger Weise kommt jetzt, wo der Wimperkranz in Rückbildung begriffen ist, ein Ringmuskel an der inneren Fläche desselben zur Ausbildung; in jenen Stadien, wo die Verkleinerung der Kopfblase beginnt, erscheinen die ersten Muskelfibrillen desselben und in dem Stadium der Fig. 30 besteht das Ringmuskelband schon aus etwa 5 Muskelfibrillen, welche nach innen zu die ganze Breite der Geisselzellen bedecken. — Die Mesodermzellen breiten sich immer zahlreicher an der Leibeswand der Kopfregion aus, besonders in der hinteren Kopfhälfte, wo sie schon eine continuirliche Schichte bilden. Wir finden hier, dass sich in der Mesodermschichte dem Längsmuskel des Kopfes entlang, im Anschluss an das ventrale Muskelfeld des Rumpfes und als directe Fortsetzung desselben, ein ventrales Muskelfeld des Kopfes ausbildet; die Muskelfibrillen, die continuirlich in diejenigen des Rumpfes übergehen, schreiten in ihrer Entwicklung nach dem Vorderende zu fort; in dem Stadium der Fig. 30 reichen sie schon bis in die Gegend der Wimperkränze. — Die früheren einfachen Muskeln des Kopfes sind daneben noch in voller Ausbildung geblieben. Auch die Kopfniere besitzt noch im Wesentlichen den früheren Bau, nur ist sie noch mächtiger entwickelt und die Trichter haben sich, auf selbstständigen Zweigen des Excretionscanales sitzend, mehr von einander gesondert (Fig. 79).

Immer weiter schreitet das Wachsthum der kegelförmigen Scheitelplatte und die Verkleinerung der Kopfblase fort; in Fig. 31 sehen wir ein weiteres Stadium dieses Processes dargestellt. — Zuletzt bildet der Kopf im Verhältniss zum Rumpfe nur mehr eine birnförmige Anschwellung. Das Scheitelfeld und der post-orale Theil des Kopfes haben sich da schon zu einer ganz schmalen Zone zusammengezogen. Nun beginnt die Rückbildung der Wimperkränze. Die Wimpern verschwinden und die Geisselzellen, die zu sehr schmalen hohen Cylinderzellen sich umgebildet hatten, werden allmählig niedriger und nehmen den Charakter der anderen

Epithelialzellen an.¹⁾ Nur bleiben sie noch eine Zeit lang als dunkler pigmentirter Ring kenntlich.

Schon vom Stadium der Fig. 29 an beginnt sich vor dem hinteren Wimperkranze ein Kranz von Papillen zu bilden; es sind dies solide Ectodermgebilde, die in ihrem Innern zwei helle, längliche Zellkerne zeigen (Fig. 47), an dem hinteren Rande ihres abgestutzten Endes tragen sie einige feine starre Sinneshäärchen. Schneider²⁾ gibt an, dass diese Wärzchen dem entwickelten Thiere zur Anheftung dienen. Auch am übrigen Rumpfe finden sich schon im Stadium der Fig. 29, wie auch Schneider angibt, in weiten Abständen zerstreute Sinneshäärchen. Von peripherischen Nerven des Rumpfes konnte ich aber weder in diesem Stadium noch in den nachfolgenden irgend etwas sehen, obzwar sowohl die Sinneshäärchen, als auch das ausgebildete Muskelsystem und weit differenzirte Centralnervensystem des Rumpfes das Vorhandensein von peripherischen Nerven vermuthen lassen.

Bald nachdem die vorderen Wimperkränze verloren gegangen und die Kopfanschwellung schon beinahe verschwunden ist, wird auch der hintere Wimperkranz rückgebildet.

Sechste Entwicklungsperiode, der junge, wurmförmige Polygordius (Fig. 32—33).

Ich habe in den Aquarien aus den ältesten pelagisch gefischten Larven junge, wurmförmige Polygordien gezogen von jener Form, wie sie auch Schneider beschrieben hat.

Der Kopf hat nun auch in seinem hinteren Theile eine schlank cylindrische Form angenommen, die sich dem cylindrischen Rumpfe gleichmässig anschliesst. Wir unterscheiden an dem Kopfe einen postoralen cylindrischen Abschnitt und einen präoralen kegelförmigen Abschnitt, den Vorderkopf. Dieser besteht aus einem vorderen Theil, der aus der Scheitelplatte entstanden ist, und aus einer schmalen hinteren Zone, die aus dem Scheitelfelde und dem präoralen Ringwulste hervorgegangen ist. — Die Fühler ragen zu beiden Seiten des vordersten Körperendes vor; während sie früher in einer Vertiefung der Scheitelplatte eingepflanzt waren

¹⁾ In einigen Fällen sah ich zwar, dass ganze Gruppen der Geisselzellen von den Larven abgestossen wurden, wobei nach der Ablösung die Geisseln ihre Bewegung fortsetzten. Ich halte diese Vorgänge aber für pathologische Erscheinungen, vielleicht durch den Druck des Deckgläschens hervorgerufen.

²⁾ l. c.

(vergl. Fig. 56), erheben sie sich jetzt mit breiter Basis von der Oberfläche; sie sind, wie früher, mit starren Sinneshärcchen besetzte, solide Fortsätze des Ectoderms. — Die Scheitelplatte hat sich am Rücken von der oberflächlichen Ectodermschichte losgelöst und steht nur mehr am Vorderende und an der Bauchfläche mit derselben in directem Zusammenhange. Die Höhlung, die dadurch dorsalwärts vom Kopfganglion entsteht, erfüllt sich mit sternförmigen Mesodermzellen, und in den ältesten Stadien, die ich beobachtete, reichen die Fibrillen des Bauch- und Rückenmuskelfeldes bis dort hinein.

Die Augen liegen an den Seiten des Kopfzapfens, mehr der Bauchfläche genähert — welche Lage sie ja von Anfang an hatten (vergl. Fig. 36) — in der Scheitelplatte eingebettet. Die Flimmergruben liegen am Rande der Scheitelplatte, und zwar mehr der Rückenfläche genähert. Während der Verkleinerung des Kopfes hat sich eine Verdickung des Ectoderms an der Bauchfläche, zuerst im hinteren Kopfabschnitte, gebildet, welche vom Bauchstrange aus bis zur Mundöffnung vorschreitet und endlich zu den Seiten derselben nach vorne zu in die Scheitelplatte übergeht. Wir werden diese Bildung an den Querschnitten als Schlundcommissur erkennen.

Die Mundöffnung hat sich zu einem sehr engen quergestellten Spalt verkleinert; sie scheint aber sehr erweiterungsfähig zu sein. Der Oesophagus krümmt sich während der Umwandlung des Kopfes allmähig nach rückwärts und reicht, indem sich der Mitteldarm vollständig in das Bereich des ersten Rumpfsegmentes zurückgezogen hat, bis an das Hinterende des Kopfes. Das Dissepiment, welches die Kopfhöhle von der vordersten Segmenthöhle trennt, befestigt sich in der Einschnürung zwischen Oesophagus und Mitteldarm. Durch eine schwache, mittlere Einschnürung gliedert sich der Oesophagus in zwei Abtheilungen.

Ich will hier noch einiger besonderer Eigenthümlichkeiten des ersten Rumpfsegmentes gedenken, die sich schon in früheren Stadien bemerkbar machten.

Das erste Rumpfsegment zeichnet sich schon in frühen Stadien durch überwiegende Länge vor den anderen Rumpfsegmenten aus; zudem ist zu bemerken, dass es nach vorne zu nicht scharf vom Kopfsegmente abgegrenzt ist. Der vorderste Rand des ersten Mesodermsegmentes scheint sogar eigentlich dem Kopfabschnitte zugehörig zu sein. Erstens breiten sich von dort aus Mesodermelemente im Kopfe aus; ferner würde auch die Ent-

stehung des Trichters des vordersten Segmentalorganes zu dieser Deutung führen. Jedes Segmentalorgan besteht aus zwei Theilen, dem Flimmercanale, der (zum grössten Theil) aus dem Materiale des Segmentes entstanden ist, in welchem das betreffende Segmentalorgan nach aussen mündet, und dem Flimmertrichter, der seiner Lage und Entstehung nach dem nächst vorderen Segmente angehört. Von diesem Gesichtspunkte aus möchte ich den vorderen Rand des ersten Mesodermsegmentes, von welchem der erste Segmentaltrichter seinen Ursprung nimmt, als dem Kopfabschnitte zugehörig betrachten. — Obwohl im ersten Rumpfsegmente auf Querschnitten derselbe Schichtenbau sich beobachten lässt, wie in den nachfolgenden Segmenten, so ist doch die Segmenthöhle desselben noch im Stadium der Fig. 29 nicht deutlich wahrzunehmen, das Darmfaserblatt legt sich noch nicht an das Darmdrüsenblatt an. Es erfolgt dies etwas später als in den anderen Segmenten: die definitive Verwachsung mit dem Darmdrüsenblatte scheint erst dann zu erfolgen, wenn sich der Mitteldarm aus dem Kopfe ganz zurückgezogen hat, so dass dann das vorderste Dissepiment in der Furehe zwischen Oesophagus und Mitteldarm sich befestigt. Diese Abweichungen in der Entwicklung des ersten Rumpfsegmentes sind davon abzuleiten, dass dasselbe in Beziehungen zum Kopfe getreten ist, von welchem es auch im entwickelten Thiere nicht scharf abgegrenzt ist.

Die Kopfniere konnte ich im Stadium der Fig. 32 nur sehr schwer wahrnehmen und nicht in ihrem ganzen Verlaufe verfolgen Fig. 80: sie ist darum schwer zu sehen, weil die Flimmerbewegung im Innern der Canäle aufgehört hat. Auch in sämtlichen Segmentalorganen hat die Flimmerbewegung aufgehört, und ich konnte dieselben, die auch sonst nur schwer und nur mit Hilfe von Immersionssystemen zu verfolgen sind, überhaupt nicht wahrnehmen, obzwar mir die Stelle, wo sie zu suchen sind, sehr genau bekannt war.¹⁾

Auch im Mitteldarme, dessen Lumen sich zu einem spaltförmigen Raume verengert hat, konnte ich keine Flimmerbewegung constatiren. Die Wandung des Mitteldarms war mächtig verdickt

¹⁾ Es ist wohl möglich, dass dieser flimmerlose Zustand der Segmentalorgane ein vorübergehender ist; bei *Polygordius flavopunctatus* soll aber nach Uljanin auch im entwickelten Thiere keine Flimmerbewegung in den Segmentalorganen wahrzunehmen sein. (Protokolle der Sitzungen der Section für Zoologie und vergl. Anatomie der V. Versammlung russischer Naturforscher und Aerzte in Warschau im September 1878.)

und die Zellen derselben von jener stark lichtbrechenden, fettähnlichen Substanz (Dentolecith, Fol) erfüllt; der Zellkern hatte sich gegen die Mitte des Zellkörpers zurückgezogen. Es machten mir alle diese Verhältnisse den Eindruck, als ob der junge Polygordius sich nach abgelaufener Metamorphose jetzt in einem Ruhezustand befinde, bevor er sich an die neue Lebensweise anpasst.

In Fig. 89 sehen wir einen Querschnitt durch den Rumpf eines jungen Polygordius vom Stadium der Fig. 32. Wir finden hier im Wesentlichen die schon in Fig. 88 vorhandenen Verhältnisse. Es persistirt noch der Einstülpungsspalt des Nervensystems; die Faserstränge des Nervensystems sind zu einem einzigen, zweilappigen, in der Medianlinie gelegenen Strange verschmolzen. Die Mesodermgebilde zeigen noch dieselbe Anordnung wie früher, nur sind die Muskelfibrillen auf Kosten des Protoplasmas der Zellen viel mächtiger geworden. Auch die einzelligen Muskeln, die vom Bauchstrang zur Seitenlinie ziehen, haben sich weiter ausgebildet. Sie sind von den Zellen der ventralen Endothelplatte bedeckt. Auf Schnitten, die zwischen zwei Quermuskeln geführt sind, findet man an deren Stelle nur die grossen rundlichen Zellen der ventralen Endothelplatte.

Wir wollen nun zur genaueren Kenntniss des Kopfes einige Schnitte, die durch die Kopfregion desselben Individuums geführt sind, betrachten.

Fig. 90 stellt einen Schnitt dar, welcher durch das vorderste Ende des Kopfes, dicht hinter den Tentakeln geführt ist. Man kann eine oberflächliche Ectodermsschichte, mit flachen Kernen, von der centralen Masse, die von gangliösen Zellen und Nervenfasern gebildet ist, unterscheiden. Die zwei kleinen, seitlichen Zellgruppen sind augenscheinlich Gangliengruppen für die Tentakeln, die genau vor ihnen wurzeln.

Gehen wir in der Betrachtung der Schnittreihe weiter und betrachten einen Schnitt, der dicht hinter den Augen geführt ist, Fig. 91, rechterseits ist noch die Pigmentschichte des Auges getroffen. Wir sehen hier die Scheitelplatte bloss auf die Bauchfläche bechränkt; an ihrer inneren, dorsalen Hälfte sehen wir eine mächtige Masse von Fasersubstanz. Die dorsale Hälfte des Schnittes nimmt eine Höhle ein, die von verästelten Mesodermzellen erfüllt ist. Auf der linken Seite des Schnittes — der Schnitt ist etwas schief geführt — sieht man schon die Muskelfibrillen des ventralen Muskelfeldes.

In Fig. 92, einem Schnitte, der durch den vorderen Mund-

rand geführt ist, sehen wir die Fasermasse der Scheitelplatte sich in zwei Faserstränge fortsetzen, die in zwei Ectodermverdickungen eingelagert sind, welche dicht nach aussen von der Mundöffnung liegen. Wir sehen in diesem Schnitte sowohl das ventrale, als auch das dorsale Muskelfeld.

In Fig. 93 ist ein Schnitt aus dem hinteren postoralen Theile des Kopfes dargestellt. Die ventrale Ectodermverdickung, die Fortsetzung des Bauchstranges der Rumpfsegmente, erscheint als eine mehr ausgebreitete Anschwellung, in welcher die Faserstränge vollkommen getrennt verlaufen. Im Uebrigen ist an diesem Querschnitte eine grosse Aehnlichkeit mit den Querschnitten der Rumpfsegmente zu erkennen. Wir finden hier nicht nur die dorsalen und ventralen Muskelfelder und die Seitenlinie, sondern auch sogar die Quermuskeln, die von der ventralen Ectodermverdickung zu den Seitenlinien ziehen. Allerdings fehlen, wie dies der heterogenen Entwicklung entspricht, das dorsale und ventrale Mesenterium. In der Leibeshöhle, die von der primitiven Leibeshöhle direct abzuleiten ist, liegt der Oesophagus, der sowie die Leibeswand von einer continuirlichen Mesodermschicht bekleidet ist. Demnach ist jetzt auch die Kopfhöhle allseitig von Mesodermelementen begrenzt.

Ich habe durch eine pelagisch gefischte Larve mit stark rückgebildetem Kopfe, die aber noch die Flimmerkränze besass, eine Querschnittserie angefertigt, und die hier vorgefundenen Verhältnisse des Rumpfes scheinen mir noch eine weitere Differenzirung zu zeigen, als bei den jungen in den Aquarien gezüchteten Polygordien, die schon die Flimmerkränze verloren hatten.

In Fig. 94 ist ein Querschnitt aus dem Rumpfe dieses Individuums abgebildet. Die Entodermzellen, obzwar von hochcyllindrischer Form, zeigen doch eine Beschaffenheit, die sich an die der früheren Stadien anschliesst; die Kerne liegen der inneren Peripherie genähert. In allen übrigen Theilen aber zeigt dieser Querschnitt Verhältnisse, die als weiter differenzirt zu betrachten sind, als jene in Fig. 89. Die Zellen des Ectoderms sind bedeutend abgeflacht. Auch am Bauchstrange kann man eine oberflächliche Ectodermschichte mit abgeflachten Kernen von der tieferen Schichte, dem eigentlichen Bauchstrang, unterscheiden, deren Zellen (Ganglienzellen) runde Kerne besitzen. Der Einstülpungsspalt ist verschwunden; nur ein feiner Canal, den ich wenigstens auf einer Anzahl von Schnitten dicht über dem Faserstrang sehen konnte, scheint von ihm übrig geblieben zu sein.

Die Anlage des Bauchstranges stimmt in diesen Stadien

histologisch und morphologisch mit der Anlage des Bauchstranges bei anderen Meeresanneliden (Nereiden, Sabellen), die ich zur Vergleichung untersucht habe, überein. Es ist mir demnach nicht zweifelhaft, dass der gesammte Bauchstrang, wie Perrier¹⁾ vermuthete, und nicht bloß die Längsfaserstränge, wie Uljanin²⁾ angibt, als Centralnervensystem des Rumpfes zu betrachten sind.

Die Differenzirung der Muskelfibrillen der Längsmuskelfelder ist weiter vorgeschritten; von den Zellen, auf deren Kosten sie entstanden, ist nur eine dünne Schichte abgeplatteter Zellen übrig geblieben, die einen Endothelbelag der Leibeshöhle bilden. Diese Endothelzellen sind aber viel weniger zahlreich, als man nach den früheren Stadien vermuthen sollte. Es scheint daher eine grosse Anzahl von Zellen bei der Muskelbildung ganz aufgebraucht worden zu sein, doch bin ich über deren Schicksal nicht in's Klare gekommen. An einigen Präparaten schienen mir einige Zellkerne zwischen den Muskelfibrillen zu liegen, auch glaubte ich Zellkerne in einigen Muskelfibrillen eingeschlossen zu sehen; doch konnte ich mich von der Zuverlässigkeit dieser Bilder nicht überzeugen.

Die ventralen Quermuskeln haben sich von den ventralen Längsmuskelfeldern abgehoben und liegen, mit einem Endothelüberzuge versehen, frei in der Leibeshöhle. Man kann sich überzeugen, dass diese Muskelfasern gänzlich von einander gesondert sind. In Fig. 63 sehen wir die Quermuskeln eines weit vorgeschrittenen Stadiums bei gestreckter Lage des Körpers und bei Seitenansicht desselben abgebildet; sie verlaufen hier ganz parallel zu einander. An solchen Präparaten aber, wo die Thiere eine nach den Seiten hin gekrümmte Lage annehmen (natürlich muss man sie in diesem Falle von der Bauchseite betrachten), zeigen sich die Quermuskeln an der concaven Seite der Krümmung relaxirt und oft auseinanderweichend (Fig. 64), und man kann dann sehen, dass jede Muskelfaser ganz frei verläuft.³⁾

¹⁾ Edm. Perrier. Sur un nouveau type intermédiaire du sous-embanchement des vers. Comptes rendus, séance du 19 Avril 1875. — Vergl. unten Anm. 3.

²⁾ Uljanin l. c. pag. 390.

³⁾ Dies stimmt mit den Angaben, welche Schneider (l. c.) über die Quermuskeln macht, auch mit denen von Uljanin, der sich äussert: „Diese Bündel liegen dicht aneinander und bilden zwei gitterförmige Scheidewände, welche sich der Körperachse entlang hinziehen und eben die Scheidung der Körperhöhle in die erwähnten Fächer bedingen.“ (l. c. pag. 390.) Es scheint mir demnach die Angabe von Perrier hierin nicht ganz zutreffend: „Sur une coup transversale, on voit tout le long de la ligne médiane ventrale un épaississement, qui paraît au

Die ventrale Endothelplatte ist aber nicht ganz in den Endothelbelag der Quermuskeln aufgegangen. Zwischen diesen und den ventralen Längsmuskelfasern liegt zu beiden Seiten des Bauchstranges eine Anhäufung von rundlichen Zellen, die nach meinem Dafürhalten von der ventralen Endothelplatte abstammen.

Es sind dies die einzigen Mesodermzellen, von allen, die wir auf den Querschnitten finden, welche keine histologischen Differenzirungen eingegangen sind, sondern die ursprüngliche Structur der Zellen des Mesodermstreifens beibehalten haben. Wir würden schon aus theoretischen Gründen vermuthen, dass diese Zellanhäufungen zur Bildung der Geschlechtsproducte dienen werden. Und in der That wird diese Vermuthung durch die Angaben von Uljanin über die Lage der Geschlechtsorgane gestützt: „Die untersuchten Formen von *Polygordius* waren Hermaphroditen. Die weiblichen Geschlechtsorgane befinden sich in sämtlichen Körpersegmenten, während die männlichen nur in den hinteren, nämlich den zehnten bis dreizehnten Segmenten enthalten sind. Die weiblichen Organe liegen seitlich vom Bauchmesenterium und stellen sich dar in Form von unregelmässigen, mit Bindegewebe überzogenen Lappen, von denen jeder mehrere, sich entwickelnde Eier enthält. — Die männlichen Organe bestehen aus einer Ansammlung von Zellen, in denen die Spermatozoen sich entwickeln, dieselben liegen in der Nähe der Ausführungsgänge der Segmentalorgane.“¹⁾

Vom Blutgefäßssysteme konnte ich an den jungen, von mir untersuchten *Polygordien* noch nichts nachweisen.

—
premier abord continu avec l'hypoderme, mais qu'une analyse plus minutieuse montre avoir une constitution plus complexe. J'ai des raisons de penser que c'est là le système nerveux, mais ce point réclame encore quelques recherches. Du sommet de cet épaississement partent obliquement deux cloisons symétriques par rapport au plan vertical, inclinées à 80 degrés l'une sur l'autre et aboutissant latéralement aux téguments. Ces cloisons s'étendent dans tout l'étendue de l'anneau etc.“ (l. c. pag. 1103.)

¹⁾ l. c. pag. 392.

II. Theil.

Theoretische Erörterungen.

I. Capitel. Ueber das System der Anneliden.

Es kann kein Zweifel mehr über die Annelidennatur von *Polygordius* herrschen. Schon nach der ersten, von *Schneider*¹⁾ gegebenen Beschreibung wurde die Verwandtschaft des *Polygordius* mit den borstentragenden Anneliden allgemein anerkannt, obwohl *Schneider* noch nicht einmal das Nervensystem von *Polygordius* erkannt hatte.

Durch die weiteren Aufschlüsse über die Organisation von *Polygordius*, und namentlich durch die Auffindung des Kopfganglions und Bauchstrangs, sind wir zu der Erkenntniss gekommen, dass *Polygordius* in allen Organsystemen den typischen Bau der Anneliden zeigt.

Polygordius ist, wie schon *Uljanin*²⁾ bemerkt, „von den Chaetopoden nur durch die Abwesenheit der Borsten wesentlich unterschieden“.

Polygordius zeigt in seinem Baue durchwegs für die Anneliden typische Verhältnisse, die Ausbildung seiner Organe steht aber auf einer niedrigeren Stufe, als bei allen anderen Anneliden.

Schon in der Gliederung des *Polygordius* ist ein ursprünglicheres Verhalten durch die vollkommene Homonomie der Rumpfsegmente ausgeprägt. Dadurch unterscheidet sich *Polygordius* selbst von den niedrigsten ihm sehr nahe stehenden Chaetopoden (*Saccocirrus Bobretz.*). Während nämlich bei allen Chaetopoden der Oesophagus, welcher seiner Entstehung nach dem Kopfsegmente angehört, secundär in die vordersten Rumpfsegmente rückt und dadurch Veränderungen in dem inneren Bau derselben bedingt, bleibt bei *Polygordius* der Oesophagus auf das Kopfsegment beschränkt und es bleibt eine vollkommen homonome Ausbildung der Rumpfsegmente bestehen.

Die Segmentirung des *Polygordius* ist ferner in der äusseren Körperform noch nicht zur Ausprägung gekommen, sie ist nur auf die innere Organisation beschränkt. Auch hierin erkennen wir ein ursprünglicheres Verhalten, denn die Segmentirung tritt

¹⁾ *Schneider*, Ueber Bau und Entwicklung von *Polygordius*, *Müller's Archiv* 1868; eine frühere aber ungenauere Mittheilung über *Polygordius* findet sich in *Schneider's Monographie der Nematoden*.

²⁾ Protokolle der Sitzungen d. 5. Versammlung russischer Naturforscher, mitgetheilt v. Prof. Hoyer, *Zeitschr. f. wiss. Zool.* XXVIII. Bd., 1877.

bei allen Anneliden auch ontogenetisch zuerst nur als eine innere, anfangs nur das Mesoderm (Ursegmente) betreffende, auf, und erst später erstreckt sie sich auch auf die äussere Form des Körpers.

Auch bei den einzelnen Organen von *Polygordius* finden wir vielfach Verhältnisse als bleibende vor, welche bei den meisten Chaetopoden als vorübergehende Entwicklungsstadien durchlaufen werden.

Das Centralnervensystem von *Polygordius* liegt noch in seiner ganzen Ausdehnung dem Ectoderm unmittelbar an.¹⁾ Das obere Schlundganglion — eigentlich sollte es vorderes oder Scheitelganglion heissen — liegt bleibend im vordersten Körperende, während es bei den meisten Chaetopoden, von diesem seinem Entstehungsorte nach hinten rückend, auf die Dorsalseite des Oesophagus zu liegen kommt. — Das Centralnervensystem des Rumpfes wird von einem einfachen Bauchstrange gebildet, welcher sich gleichmässig, nicht etwa in eine Ganglienreihe differenziert, durch alle Rumpfsegmente erstreckt.

Diese Form des Nervensystems wird ontogenetisch bei allen Chaetopoden durchlaufen. Die Bauchganglienreihe entwickelt sich nicht nur bei den Oligochaeten²⁾, sondern auch bei den Meeresanneliden durch Differenzierung eines einfachen Bauchstranges, wie ich mich durch Untersuchung einer Reihe von Annelidenlarven (*Nereiden* und *Tubicolen*) überzeugen konnte.

Der einfache Bauchstrang ist demnach sowohl ontogenetisch, als phylogenetisch die ursprüngliche Form des Centralnervensystems des Rumpfes der Anneliden und von dieser Urform aus haben die Bauchganglienreihe und das Strickleiterbauchmark sich sekundär differenziert.³⁾

Die Anordnung der Rumpfmusculatur — dorsales und ventrales Längsmuskelfeld und ventrale Quermuskeln — stimmt, wie

¹⁾ Ein ähnliches Verhalten findet sich nach Claparède und Semper auch bei manchen Chaetopoden, und bei *Saccocirrus* nach Bobretzky und Marion.

²⁾ Vergl. Hatschek, Beiträge zur Morpholog. u. Entw. d. Anneliden, Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien, 1876.

³⁾ Es ist mir unverständlich, wie Semper (Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere, II. Bd., pag. 149, Separatabdruck der Arb. aus dem zool.-zoot. Inst. in Würzburg, Bd. III.) zu der Ansicht kommen kann, dass bei den Anneliden zwei Typen der Entwicklung des Bauchmarks neben einander vorkommen, von denen der eine z. B. durch Chaetogaster, der andere durch Nais vertreten sei; bei so nahe verwandten Gattungen eine typische Verschiedenheit! Es müsste daraus nothwendigerweise eine polyphyletische Abstammung der Anneliden gefolgert werden, die einen Riss durch die natürlichsten Gruppen der Chaetopoden bedingen würde.

schon Schneider gezeigt hat, mit dem für Anneliden typischen Verhalten überein. In dem einfachen Bau der Muskeln und in dem Mangel der Ringmuskelschichte — nach Perrier¹⁾ soll übrigens bei einer Polygordiusart schon eine Ringmuskelschichte vorkommen — sehen wir ebenfalls durch Polygordius das einfachste und ursprünglichste Verhältniss unter den Anneliden repräsentirt.

Der Darm des Polygordius ist in den Rumpfsegmenten mit einem dorsalen und einem ventralen Mesenterium versehen, welche beide ontogenetisch für die Anneliden charakteristisch sind, aber den meisten Chaetopoden im entwickelten Zustande fehlen.

Auch das Blutgefässsystem von Polygordius zeigt nach Uljanin²⁾ die für die Anneliden charakteristische Anordnung bei sehr reducirter und einfacher Form.

Aus den hier angeführten Verhältnissen ergibt sich, dass Polygordius nicht etwa eine durch Rückbildung vereinfachte, sondern die ursprünglichste, der gemeinschaftlichen Stammform der Anneliden am nächsten stehende Gattung repräsentirt.

Bei jeder Auseinandersetzung über die phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Annelidengruppen zu einander, sowie bei jeder Betrachtung über die Verwandtschaftsverhältnisse der Anneliden zu den anderen Hauptgruppen der Bilaterien müssen wir auf Polygordius, als die ursprünglichste Annelidenform, zurückkommen; diesen Gesichtspunkt, den wir als gesicherte Basis gewonnen haben, werden wir festhalten, und von diesem Ergebniss müssen wir stets ausgehen.

So wie Polygordius als Repräsentant einer Ordnung, welche die Stammgruppe der gesamten Anneliden bildet, anzusehen ist, so ist wieder unter den Chaetopoden eine Gattung, welche Polygordius sehr nahe steht, für die Morphologie dieses engeren Kreises von grösster Wichtigkeit.

Es ist dies die Gattung *Saccocirrus*.

Wir verdanken Bobretzky nicht nur die Entdeckung dieser Form, sondern sind auch über den Bau derselben durch seine schöne Untersuchung genauer unterrichtet.³⁾ *Saccocirrus* zeigt in seinem Bau, wie schon Bobretzky hervorgehoben hat, eine grosse Uebereinstimmung mit Polygordius. Aber nicht nur durch

¹⁾ Perrier, l. c.

²⁾ Uljanin, l. c.

³⁾ A. F. Marion et N. Bobretzky. Étude des Annelides du golfe de Marseille.

die niedrige Ausbildung seiner Organisation, durch welche er sich nahe an *Polygordius* anschliesst, erweist sich *Saccocirrus* als eine sehr ursprüngliche Chaetopodenform, es finden sich bei ihm auch, namentlich im Bau der Geschlechtsorgane, Charaktere vereinigt, welche den beiden Abtheilungen der Chaetopoden, den Oligochaeten und Polychaeten, eigenthümlich sind. Wir können in Anbetracht dessen *Saccocirrus* als Vertreter einer besonderen Ordnung ansehen, welche als Stammgruppe allen anderen Chaetopoden gegenüberzustellen ist. Das Centralnervensystem von *Saccocirrus* zeigt dieselben ursprünglichen Verhältnisse, wie bei *Polygordius*, es ist vom Ectoderm noch nicht scharf gesondert, und liegt daher ausserhalb der Muskelschichte.¹⁾

Bei *Saccocirrus* findet sich, wie bei *Polygordius*, noch ein dorsales und ventrales Mesenterium des Darmes vor.

Auch in der Ausbildung der Sinnesorgane (einfache Tentakeln des Kopflappens, Flimmergruben) schliesst sich *Saccocirrus* nahe an *Polygordius* an.

Saccocirrus erweist sich aber durch den Besitz von Borsten als echter Chaetopode, und er zeigt auch in der schon auf die äussere Körperform sich erstreckenden Segmentirung und in der Lagerung des Oesophagus, welcher bis in die vorderen Rumpfssegmente hineingerückt ist, Verhältnisse, die mit denen der anderen Chaetopoden übereinstimmen.

Die Anordnung der Borstenbüschel bei *Saccocirrus* wird unser besonderes Interesse in Anspruch nehmen, denn wir sind berechtigt, nachdem wir schon aus den anderen Organen die niedere Stellung des *Saccocirrus* unter den Chaetopoden erkannt haben, auch hierin ein ursprüngliches Verhalten bei demselben anzunehmen.

Die Borstenbüschel von *Saccocirrus* wiederholen sich gleichmässig in allen Rumpfssegmenten. In dem sogenannten Mundsegmente, welches, wie wir durch die Entwicklungsgeschichte (*Polygordius*) erfahren haben, nicht einem Rumpfmeter gleichzusetzen ist, sondern nur den hinteren Abschnitt des Kopfes bildet, finden sich keine Borstenbüschel vor. Dieses Verhalten, welches wieder für den Gegensatz von Kopf und Rumpfssegment von weiterer Bedeutung erscheint, ist, wie ich glaube, gesetzmässig für

¹⁾ Marion und Bobretzky haben, ähnlich wie Uljanin bei *Polygordius*, blos die Längsfaserstränge des Bauchmarks als Nervensystem des Rumpfes anerkannt. Doch wird wohl diese Deutung, ebenso wie die Uljanin's, zu berichtigen sein.

alle Anneliden. In jenen Fällen, wo dem „Mundsegmente“ Borsten zugeschrieben werden, scheint mir nur eine Verschmelzung des ersten Rumpfsegmentes mit dem Mundsegmente vorzuliegen.

Die Borstenbündel sind bei *Saccocirrus* einzeilig angeordnet, wir finden nicht ein Rücken- und ein Bauchborstenbündelpaar, sondern nur ein einziges in der Seitenlinie gelegenes Borstenbündelpaar (in jedem Rumpfsegmente) vor, welches kurzen retracilen Fusstummeln zur Stütze dient.

Die Borstenbüschel sind bei *Saccocirrus*, wie bei allen Chaetopoden, in dem hinteren Theile des Segmentes, hinter der äusseren Oeffnung des Segmentalorganes, gelegen.

Das Vorkommen eines einzigen in der Seitenlinie gelegenen Borstenbündelpaares in jedem Rumpfsegmente repräsentirt jedenfalls das ursprüngliche Verhalten bei den Chaetopoden. Bei jenen weiter differenzirten Chaetopodenformen, welche zwei Paar Reihen von Borstenbündeln besitzen, entsprechen die ventralen Borstenbündel ihrer Lage nach vollkommen den einfachen Borstenbündeln von *Saccocirrus*; die Frage aber, ob die dorsalen Borstenbündel sich secundär selbstständig entwickelt haben, oder ob sie von dem ursprünglichen, einfachen Borstenbündel (in der phylogenetischen Entwicklung) sich abgegliedert haben, ist bei unseren jetzigen Kenntnissen noch nicht zu entscheiden.

Wir werden die Ordnung der *Saccocirriden*, zu welcher nebst *Saccocirrus* auch die Gattungen *Polyophthalmus* und *Ophelia* beizuziehen sein werden, den anderen Ordnungen der Chaetopoden, den Polychaeten und Oligochaeten, als gleichwerthig gegenüberstellen.

Wir wollen hier nicht näher auf die Systematik und Organisation der Polychaeten eingehen, den Oligochaeten aber werden wir einige weitere Auseinandersetzungen widmen müssen.

Die Oligochaeten erweisen sich insbesondere durch die sehr ausgesprochene Heteronomie der Rumpfsegmente, welche namentlich in den complicirt gebauten, auf wenige Segmente beschränkten Geschlechtsorganen zum Ausdruck gekommen ist, und auch durch viele andere Organisationsverhältnisse als weiter von dem ursprünglichen Typus der Chaetopoden entfernt, als manche Polychaetenformen.

In Bezug auf gewisse Organe (Sinnesorgane, Bewegungswerkzeuge) zeigen die Oligochaeten eine niedrigere Stufe der Ausbildung, welche wohl zum Theil als secundäre Rückbildung zu erklären ist

Das Mundsegment ist bei den Oligochaeten stets mit dem ersten Rumpfsegmente verschmolzen.

Die Segmentalorgane zeigen bei den Oligochaeten — im Gegensatz zu dem einfacheren Verhalten bei den Saccocirriden und Polychaeten — stets einen complicirteren Bau. Die schleifenförmige Anordnung der Excretionscanäle ist für die Oligochaeten charakteristisch.

Es mag nunmehr gestattet sein, zu der durch charakteristische Eigenthümlichkeiten wohl abgegrenzten Annelidengruppe der Hirudineen überzugehen und namentlich die Verwandtschaftsbeziehungen derselben zu erörtern.

Die Ansicht, dass die Hirudineen als eine Uebergangsgruppe zwischen Trematoden und Anneliden aufzufassen seien, ist wohl jetzt schon allgemein fallen gelassen.

Die Form des Bauchmarkes, welches bei den Hirudineen durch eine wohl differenzirte Ganglienkette repräsentirt ist, beweist, dass sich die Hirudineen auch nicht einmal an die niedersten Anneliden (*Polygordius*), sondern an viel weiter entwickelte Annelidenformen anschliessen.

Wir wollen vor Allem den Umfang der Ordnung der Hirudineen genauer präcisiren.

Von besonderer Wichtigkeit für die Morphologie der Hirudineen ist die Ausbildung des hinteren Saugnapfes, welcher durch Umwandlung der Bauchfläche einer Anzahl der hintersten Rumpfsegmente entstanden ist und von einem aus den Ganglien mehrerer Segmente zusammengezogenen Schwanzganglion innervirt wird. Von diesem Gesichtspunkte aus sind eine Anzahl von Formen von der Ordnung der Hirudineen auszuschliessen, die bisher zu derselben gerechnet wurden, so die borstentragende Gattung *Acanthobdella*, deren After in der Mitte des „Saugnapfes“ liegt, *Malacobdella*¹⁾ und wahrscheinlich auch *Histriobdella* und vielleicht auch noch andere der weniger genau gekannten Gattungen.

Als unzweifelhafte Hirudineen bleiben die Familien der Branchiobdelliden, Rhynchobdelliden und Gnathobdelliden bestehen.

Die so begrenzte Ordnung der Hirudineen wird von Formen

¹⁾ Nach Semper (l. c.) ist *Malacobdella* eine Nemertine. Die Bedeutung, die Gegenbaur (Vergleichende Anatomie) dem Nervensystem von *Malacobdella* für die Morphologie des Bauchmarkes den Anneliden zuschrieb, ist demnach beseitigt.

gebildet, welche durchwegs von dem ursprünglichen Typus der Anneliden weiter entfernt sind, als die Chaetopoden.

Die Organisationsverhältnisse der Hirudineen sind auf den Typus der Anneliden zurückzuführen, sie sind aber zweifellos durch Anpassung an die parasitische Lebensweise vielfach umgebildet und auch rückgebildet.

Um einen Anhaltspunkt für die Erkenntniss der Verwandtschaftsbeziehungen der Hirudineen zu den anderen Anneliden zu gewinnen, werden wir jene Hirudineenform berücksichtigen müssen, bei welcher der typische Annelidenbau am reinsten und am wenigsten verändert erhalten ist. Es ist dies die Gattung *Branchiobdella*.

Branchiobdella besitzt ein geschlossenes Blutgefäßsystem, und die ursprüngliche Leibeshöhle, welche durch Dissepimente in metamere Abschnitte zerfällt. Der complicirte Geschlechtsapparat zeigt unzweifelhafte Beziehungen zu dem Geschlechtsapparat gewisser limnicoler Oligochaeten. Es ist uns dadurch ein Fingerzeig gegeben, dass die complicirten, zwitterigen Geschlechtsorgane aller Hirudineen auf die Verhältnisse der Oligochaeten zurückzuführen sind.

Die Verwandtschaft der Hirudineen mit den Oligochaeten ist auch in dem Bau der Segmentalorgane ausgeprägt. Wir haben schon oben erwähnt, dass die Segmentalorgane der Oligochaeten sich durch die charakteristische schleifenförmige Anordnung der Canäle auszeichnen; dieselbe schleifenförmige Anordnung finden wir bei den Hirudineen. In den besonderen Eigenthümlichkeiten der Eilage (Coconbildung) stimmen die Hirudineen ebenfalls mit den Oligochaeten überein.

Auch durch die Entwicklungsgeschichte, auf welche wir späterhin zurückkommen werden, wird die Ansicht unterstützt, dass die Anneliden mit den Oligochaeten in nächster Verwandtschaftsbeziehung stehen.

Wir können annehmen, dass die Hirudineen sich unter theilweiser Rückbildung der Organisation (Borsten und Blutgefäße) und theilweiser Umbildung (Saugnäpfe, Muskelsystem etc.) aus einer oligochaetenähnlichen Stammform entwickelt haben.¹⁾ — Wir

¹⁾ Der Saugnapf der Hirudineen, welcher aus einer Anzahl umgewandelter Rumpfsegmente entstanden ist, und also morphologisch nicht mit dem der Trematoden übereinstimmt, kann um so weniger für diese vermeintlichen Verwandtschaftsbeziehungen geltend gemacht werden, da wir Saugnäpfe in den verschiedensten Thierclassen selbstständig auftreten sehen. Die Aehnlichkeit des Muskelsystems

werden daher die Ordnung der Hirudineen im System den Oligochaeten zunächst stellen.

Die Gephyreen schliessen sich unzweifelhaft durch viele Eigenthümlichkeiten ihrer Organisation und Entwicklung den Anneliden an.

Unsere Kenntnisse über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Gephyreen sind zwar noch nicht genug vorge-schritten, um diese Verwandtschaftsbeziehungen klar zu präcisiren, viele morphologische Verhältnisse, z. B. die des Excretionsapparates, sind noch ganz unverstanden, da aber die Lagerung der Organe und auch der Bau derselben in den meisten Punkten das für die Anneliden typische Verhalten zeigt und auch Andeutungen des metamerischen Baues nicht fehlen — namentlich ist hier der Bauchstrang der Echiuriden zu erwähnen¹⁾ — so scheint mir die Berechtigung vorzuliegen, die Gephyreen der Classe der Anneliden einzuverleiben.

Die Borstenpaare, die sich bei den chaetiferen Gephyreen in der Nähe der Geschlechtsöffnung finden, möchten vielleicht sogar auf eine nähere Beziehung zu den Chaetopoden hinweisen.

Wir werden obigen Erörterungen gemäss folgende Ordnungen der Anneliden aufstellen:

1. Ordnung. Polygordiidae (Archiannelides).
2. Ordnung. Chaetopodes.
 1. Unterordnung. Saccocirridae (Archichaetopodes).
 2. Unterordnung. Polychaetae.
 3. Unterordnung. Oligochaetae.
3. Ordnung. Hirudineen.
4. Ordnung. Gephyrei.

Diese Ordnungen sind, wie aus den früheren Auseinandersetzungen hervorgeht, im Sinne der Phylogenie nicht gleichwerthig, sondern zum Theil einander übergeordnet. Es möge dies nachfolgendes Schema versinnlichen:

der Hirudineen mit dem der Trematoden ist eine durch die gleichen Anpassungsverhältnisse bedingte Analogie. Bei der Branchiobdella, die noch einen rundlichen Querschnitt des Körpers zeigt, finden wir sowohl die Leibeshöhle, als das Muskelsystem in der für die Anneliden typischen Anordnung. Es ist leicht begreiflich, wie durch die Anpassung an den Parasitismus unter Abplattung des Körpers eine theilweise Rückbildung der Leibeshöhle und Umbildung des Muskelsystems sich entwickelte.

¹⁾ Vergl. Salensky. Ueber die Metamorphose des Echiurus. Morphologisches Jahrbuch 1876 (Taf. XXII).

Anneliden	
1. Ord. Polygordiiden	
2. Ord. Chaetopoden	
1. Unterord. Saccocirriden	
2. Unterord. Polychaeten	
3. Unterord. Oligochaeten	
4. Ord. Gephyreen	3. Ord. Hirudineen

Die Ordnung der Polychaeten dürfte wohl einer schärferen Kritik nicht Stand halten und soll nur als eine provisorische Aufstellung betrachtet werden.

Es ist eine allgemein verbreitete Erscheinung, dass die im Meere lebenden Thiere aus den verschiedensten Thierclassen auf einer viel früheren Stufe der Entwicklung das Ei verlassen, als die im Süsswasser lebenden Vertreter derselben Classen. Die im Meere lebenden Formen durchlaufen demgemäss meist eine complicirte Metamorphose, während ihre Verwandten, die das Süsswasser bewohnen, oft erst in ausgebildeter Form ihr freies Leben beginnen.

Es lässt sich regelmässig nachweisen, dass die Metamorphose der ursprünglichere, die directe Entwicklung der secundäre Entwicklungsmodus ist.

Auch bei den Anneliden finden wir dasselbe Verhalten vor. Während die Meeresbewohner, die Polygordiiden, Saccocirriden, Polychaeten und Gephyreen, alle eine Metamorphose durchlaufen, zeigen die Süsswasserbewohner, die Oligochaeten und Hirudineen, eine directe Entwicklung.

Der Nachweis, dass die Metamorphose auch hier der ursprünglichere Entwicklungsmodus ist, wird dadurch begründet, dass erstens die niedrigsten Annelidenformen (Polygordius) die typische Metamorphose durchlaufen, ferner dadurch, dass sich dieselbe Larvenform in den verschiedensten Gruppen der Anneliden erhalten hat, und endlich auch dadurch, dass diese charakteristische Larve sich durch ihre Beziehungen zu den Larvenformen anderer Thiertypen als eine uralte Form erweist. — Es ist überdies leicht, die Vorgänge bei der directen Entwicklung auf diejenigen der Metamorphose zurückzuführen.

Die Larvenformen der Anneliden zeigen in ihrer äusseren Form und in ihren Larvenorganen eine grosse Mannigfaltigkeit. Trotz dieses Formenreichthums ist es doch leicht, durch Ver-

gleichung der gemeinschaftlichen Charaktere den ursprünglichen Larventypus aufzufinden, auf welchen die mannigfaltigen Larvenformen zurückzuführen sind.¹⁾

Dieser Urtypus der Annelidenlarven, welcher, wie schon erwähnt, auch Beziehungen zu den Larvenformen anderer Thierclassen zeigt, findet sich nicht nur bei Polygordius, der ältesten Annelidenform, sondern auch bei Vertretern anderer Annelidenordnungen (Chaetopoden, Gephyreen) ganz rein erhalten. Es ist dies die Lovén'sche Larve.

Bei der directen Entwicklung der Oligochaeten und Hirudineen kennen wir zwei verschiedene Entwicklungstypen. Nach dem einen Typus, welcher sich bei Lumbricus, Criodrilus, Hirudo, Nephelis findet, entwickeln sich die Embryonen aus kleinen Eiern, die wenig Nahrungsdotter enthalten. In einem frühen Stadium beginnen die Embryonen sich durch Schlucken der in dem Cocon abgelagerten Eiweissmasse zu ernähren und wachsen auf Kosten derselben bedeutend heran. — Bei dem anderen Typus, welcher z. B. durch Euaxes, Tubifex, Clepsine vertreten ist, ist schon im Ei eine bedeutende Menge von Nahrungsdotter aufgespeichert. Die Entwicklung zeigt hier Modificationen, analog jenen, welche bei Mollusken und Wirbelthieren durch den im Ei angehäuften Nahrungsdotter bewirkt werden. Es ist sicher, dass der erste Entwicklungstypus, derjenige der eiweiss schluckenden Embryonen, der ursprünglichere ist, da er mit dem Urtypus der freien Entwicklung der Larve viel mehr übereinstimmt. Wir wollen diesem Typus der eiweiss schluckenden Embryonen hier einige vergleichende Betrachtungen widmen.

Die Entwicklungsgeschichte von Criodrilus stimmt im Wesentlichen mit der von Lumbricus²⁾ überein. Die Embryonen von Criodrilus sind nur durch die massenhafte Eiweissaufnahme noch bedeutender aufgebläht als bei Lumbricus.

Ich will hier erwähnen, dass die Schluckzellen, die eine besondere zur Eiweissaufnahme dienende embryonale Einrichtung bilden, nicht etwa blos für Criodrilus charakteristisch sind. Sie finden sich ebenso bei Lumbricus, selbst auch in den späteren Stadien, wo sie dem hinteren Oesophagusende aufgelagert sind.³⁾

¹⁾ „Eine sehr geringe Abweichung in den Lebensverhältnissen ist oft genügend, um die Verschiedenheit der Larven zu erklären.“ Claparède und Metschnikoff, l. c. p. 16.

²⁾ Kowalevsky, l. c.

³⁾ Diese Zellen wurden schon von d'Udekem abgebildet (Développement du

Die Uebereinstimmung in den Eigenthümlichkeiten der Entwicklung von *Hirudo* und *Nephele* mit den genannten Oligochaeten ist sehr auffallend. Schon Claparède und Metschnikoff äussern sich hierüber: „Die Oligochaeten bieten eigentlich eine viel grössere Aehnlichkeit mit den Egelembryonen als mit den Entwicklungsstadien der Polychaeten, eine Thatsache, die — in Betracht der vielen Verwandtschaftspunkte zwischen Oligochaeten und Bdelliden — nicht zu wunderbar scheinen darf.“¹⁾

Die Bildung der Keimblätter scheint bei *Nephele* und *Hirudo* ganz ähnlich vor sich zu gehen, wie bei *Criodrilus*. Auch hier sind drei grosse Ectodermzellen zu beobachten, die in frühen Stadien eine grosse Rolle spielen²⁾, später aber in die Leibeshöhle gerathen und durch Zerfall zu Grunde gehen.³⁾ — Auch die weiteren Entwicklungsvorgänge zeigen, sowohl in allgemeinen Zügen, als auch in besonderen Eigenthümlichkeiten, so viele Uebereinstimmung, dass die Annahme von Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Oligochaeten und Hirudineen auch durch die Entwicklungsgeschichte wohl begründet erscheint.

Lombric terrestre. Mém. couronn. de l'Acad. roy. de Belgique. Tom. XXVII. 1856), aber irrthümlicher Weise für die Anlage des oberen Schlundganglions gehalten. Kowalevsky hat in den betreffenden Stadien (l. c. Taf. VII Fig. 17) nicht nur diese Schluckzellen, sondern auch den ziemlich langen Oesophagus, der längs des Rückens hinzieht, übersehen.

¹⁾ l. c. Freilich schreibt Cl. und M. weiterhin: „So z. B. weisen die Oligochaeten-Embryonen, die durch Rathke bei Clepsineembryonen bekannt gewordenen „colossalen Zellen“, welche bekanntlich Leuckart für Urnieren in Anspruch nimmt, beständig auf, während sie bei Polychaeten in dieser Form wenigstens nicht wiederzukehren scheinen.“ Diese colossalen Zellen, welche wir, durch die Untersuchungen Kowalevsky's an *Lumbricus* als Urzellen des Mesoderms erkannt haben, kommen entgegen der Vermuthung Cl. und M.'s, allen Anneliden (und auch anderen Bilaterien) zu. Wir haben sie im ersten Theil dieser Arbeit bei *Polygordius* kennen gelernt und ich habe sie auch bei verschiedenen Polychaetenlarven gefunden, z. B. bei den Larven und Embryonen von *Sabella lucullana*.

²⁾ Vergl. Robin, Mémoire sur le développement embryogénique des Hirudinées, Mémoires de l'académie des sciences de l'institut de France. Pl. V u. Pl. VI (Fig. 111 u. 113) und Pl. XII. (Fig. 190 u. 191.) Tome XL. Nr. 9.

³⁾ Die Darstellung Bütschli's über die Entwicklung von *Nephele* (Entwicklungsgeschichtliche Beiträge, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIX) scheinen mir wenig zutreffend zu sein. Bütschli hat wohl die Zugehörigkeit der drei grossen Zellen zum Ectoderm erkannt, — während Kowalevsky (l. c.) irrthümlicher Weise das Mesoderm von denselben ableiten wollte, — und auch den späteren Zerfall dieser Zellen beobachtet. Aber die Angaben Bütschli's über die Entstehung des Mesoderms sind incorrect. Er erkannte nicht einmal die Wichtigkeit der am Hinterende der Mesodermstreifen gelegenen grossen Zellen des Mesoderms. — Ebenso sind seine Angaben über die Entwicklung des oberen Schlundganglions nicht ganz zutreffend.

Die Entwicklungsstadien der eiweisschluckenden Embryonen lassen sich leicht auf die der freischwimmenden Larven zurückführen. Es ist dies schon aus dem beschreibenden Theile dieser Arbeit ersichtlich. Die wichtigsten Unterschiede sind folgende: Die primäre Leibeshöhle der Larve, die ja im Rumpfe nur vorübergehend besteht, ist bei der directen Entwicklung reducirt und nur durch die Kopfhöhle repräsentirt. — Der Leib der Embryonen ist durch die Eiweissaufnahme aufgebläht, und hieraus resultiren Veränderungen der Entwicklung, die insbesondere in der Bildung des Embryonalstreifens sich ausprägen. — Die Larvenorgane, die für die freie Entwicklung charakteristisch sind (doch auch hier sind zuweilen die Wimperkränze rückgebildet), sind bei der directen Entwicklung reducirt.

Immerhin findet sich bei *Criodrilus* das wichtigste Larvenorgan, das der oralen Wimperkränze, in etwas veränderter Form, aber unzweifelhaft homologer Bedeutung (wie weiterhin pag. 82 erörtert wird) als adorale, von zwei Flimmerwülsten begrenzte Flimmerrinne vor. Dies weist darauf hin, dass wir in *Criodrilus* eine sehr alte Oligochaetenform zu suchen haben; doch könnte der Nachweis hiefür erst durch nähere Untersuchung der Organisationsverhältnisse dieser Gattung geführt werden.

II. Capitel. Die Gliederung des Körpers und die morphologische Bedeutung der Metameren.

Die Erörterungen, welche in diesem Capitel ihren Platz finden sollen, beziehen sich vornehmlich auf jene Typen der Bilaterien, deren Körper eine metamerische Gliederung zeigt, doch müssen auch die ungegliederten Typen mehrfach in den Kreis dieser Betrachtungen gezogen werden. Wir wollen zunächst auf die Verhältnisse der Anneliden eingehen und dann erst die der anderen Typen vergleichend betrachten.

Die Gliederung des Anneliden-Körpers.

Der Anneliden-Körper ist in eine Anzahl hintereinander liegender Abschnitte gegliedert. Diese Abschnitte sind 1. das Kopfsegment (Kopflappen und Mundsegment), 2. eine Reihe (wenigstens ursprünglich) gleichwerthiger Rumpfsegmente oder Metameren, 3. das Endsegment.¹⁾

¹⁾ Meine Auffassung der Gliederung des Annelidenkörpers ist von derjenigen Semper's (l. c.) sehr abweichend. Semper fasst eine Reihe der vordersten Körpersegmente als Kopfsegmente auf, die ich nur als metamorphosirte Rumpfsegmente betrachte. — Die Deutung des hinteren Abschnittes der Knospungsregion der Naiden

Das Kopfsegment ist weder seinem Bau noch seiner Entwicklung nach einem Metamer gleichwerthig. Dasselbe besitzt Organe, oberes Schlundganglion und Oesophagus, die dem Metamer fehlen. Die Kopfhöhle ist direct von der einfachen primitiven Leibeshöhle ableitbar, während die Leibeshöhle der Metameren als secundäre, aus zwei, durch die Mesenterien vollkommen getrennten, symmetrischen Hälften bestehende Höhlung entsteht.

Die Bedeutung der Metameren ist vor allem durch ein überaus wichtiges Organsystem charakterisirt, das dem Kopfsegment stets fehlt: die Geschlechtsorgane. Die Metameren sind, wenigstens ursprünglich und der Entwicklung nach, gleichwerthige Geschlechtssegmente.

Das Endsegment ist ebenfalls dem Metamer nicht gleichwerthig. Während aber das Kopfsegment durch die Verschiedenheit der Organe von den Metameren sich unterscheidet, ist das Endsegment seiner Bedeutung nach, wie die Entwicklungsgeschichte beweist, auf eine niedrigere Entwicklungsstufe des Metamers zurückzuführen. Es persistirt als ein undifferenzirter Theil des Rumpfes, welcher während der Entwicklung¹⁾ durch Theilung Metameren erzeugen kann. — Allerdings besitzt das Endsegment auch ein besonderes Organ, den Hinterdarm; doch ist dieser vielleicht nicht einmal einem bestimmten Segmente strenge zuzurechnen, da er, der weniger differenzirten Rückenfläche des Rumpfes angehörend, bei manchen Formen im Verlaufe der Entwicklung weit nach vorne rücken kann. Bei der weiteren Differenzirung erhält das Endsegment auch oft äussere Anhänge und Papillen als besondere Organe.

Die typische Gliederung des Anneliden-Körpers findet sich viel klarer noch, als am ausgebildeten Individuum, während der Entwicklung ausgeprägt. Es ist hier nicht nur der Gegensatz zwischen Kopfsegment und Metameren des Rumpfes viel augenfälliger, es tritt hier auch noch ein anderes Verhältniss mit Deutlichkeit hervor: die Altersfolge der Metameren. Die Metameren sind ihrer Entwicklung nach nicht gleichaltrig, sondern das vor-

als Kopfanlage ist ganz ungerechtfertigt und durch die Embryonalentwicklung der Anneliden wird die Semper'sche Ansicht durchaus nicht bestätigt. Um so gewagter erscheinen die weitgehenden, auf diese falsche Voraussetzung gegründeten Schlussfolgerungen.

¹⁾ Bei Nais ist auch am entwickelten Thiere noch Metamerenbildung von dem Endsegment aus im Zusammenhang mit der Knospung zu beobachten. (Semper, O. Fr. Müller.)

derste, an das Kopfsegment grenzende Metamer ist das älteste, die nachfolgenden sind der Reihe nach jünger, und auf das hinterste, jüngste Metamer folgt noch ein undifferenzirter Theil des Rumpfes (Endsegment), der, auf einer früheren Entwicklungsstufe verharrend, durch Theilung immer neue Metameren zu liefern befähigt ist. — In diesem Bau des Embryo liegt der Typus der Gliederung der Anneliden klar vor unseren Augen.

Die Entwicklung des gegliederten Baues der Anneliden.

Bei der Ausbildung der Körperabschnitte tritt zuerst der Gegensatz von Kopf und Rumpf auf.¹⁾ Bei dem ursprünglichen Typus der Entwicklung, bei Polygordius, ist dieses Verhalten klar und scharf ausgeprägt. Doch auch die Verhältnisse bei den anderen Anneliden, selbst bei der directen Entwicklung der Oligochaeten, lassen sich auf diejenigen des ursprünglichen Typus zurückführen. Wir wollen aber der Kürze halber uns hier nur an die Verhältnisse der Polygordiuslarve halten.

Worin prägt sich der Gegensatz von Kopf und Rumpf an der Polygordiuslarve aus? — Wir finden an den jüngsten — im ersten Theil dieser Arbeit beschriebenen — Polygordiuslarven im Kopfsegmente schon die wesentlichsten Organe ausgebildet, während der hintere Abschnitt, der später zu den Metameren des Rumpfes sich entwickelt, noch auf einer viel niedrigeren Entwicklungsstufe steht. Während im Kopfsegmente schon die Scheitelplatte, periphere Nerven, Muskelfasern und Nierenanäle ausgebildet sind, zeigen sich im Rumpfe noch wenig histiologische Veränderungen; wir finden hier noch die Keimblätter aus undifferenzirten Zellen zusammengesetzt; die Differenzirung der Organe erfolgt hier erst viel später als im Kopfsegmente.

Die Gliederung in Metameren erfolgt vom Vorderende des Rumpfes aus. Es gliedert sich hier das erste Metamer ab und es beginnt in demselben die Differenzirung der Organe. Der hintere Abschnitt des Rumpfes aber verbleibt auf der früheren Entwicklungsstufe. Die Bildung des 2., 3., 4. Metamers u. s. w. geht auf ganz dieselbe Weise, immer auf Kosten des undifferenzirten Rumpfabschnittes vor sich, der sich stets durch Wachsthum regenerirt, um immer neue Metameren durch Theilung zu liefern.

¹⁾ Es stimmt dies nicht mit der Semper'schen Ansicht überein, da Semper mit der Bezeichnung Kopf einen andern Begriff verbindet, als wir es hier auf Grund der Entwicklungsgeschichte thun.

Die Analogie der Metamerenbildung mit dem Knospungsprocess ist ganz auffallend. Es erfolgt z. B. bei der Knospentwcklung von *Pedicellina*¹⁾ in einem frühen Stadium der Entwicklung eine Theilung des primären Individuums; der eine Theil nun geht der weiteren individuellen Entwicklung entgegen, während der andere auf der niederen Stufe der Entwicklung verharret, bis er selbst sich zu einem neuen Theilungsprocess anschickt u. s. w. Ganz ähnlich wie dieser undifferenzirte Theil verhält sich das Endsegment der Anneliden.

Die Gliederung des Rumpfes tritt nicht gleichzeitig in allen drei Schichten (Keimblättern) des Rumpfes mit gleicher Schärfe auf; die Gliederung nimmt vielmehr von einem Keimblatte, dem Mesoderm, ihren Ausgang.²⁾ Später erst, bei der weiteren Ausbildung der Organe, macht sich auch am Ectoderm die Gliederung geltend. Das Entoderm verhält sich am längsten der Gliederung gegenüber indifferent, es wird erst dann vom metamerischen Baue beeinflusst, wenn es zum Mesoderm in nähere Beziehung tritt.

Der metamerische Bau kommt zuerst durch Wiederholung der inneren Organe zum Ausdruck. Bei *Polygordius* bleibt er auf dieser Stufe der Entwicklung stehen, bei den anderen Anneliden beginnt sich die Gliederung auch in der äusseren Körperform, durch segmentweise Einschnürungen und durch die äusseren Anhänge und Gliedmassen, auszuprägen.

Die morphologische Bedeutung der Gliederung des Annelidenkörpers.

Die Auffassung des Annelidenkörpers als Thierstock ist wohl gegenwärtig die verbreitetste. Das Metamer wird als einem ungegliederten Thiere gleichartiges Individuum angesehen.

Man müsste von diesem Standpunkte aus das Kopfsegment als das älteste sterile Individuum, die Metameren als die Geschlechtsindividuen des Stockes betrachten.

Die Entwicklung der Gliederung, welche so auffallende Analogie mit dem Knospungsprocesse zeigt, würde im allgemeinen diese Auffassung unterstützen. Um aber diese Auffassung zu

¹⁾ B. Hatschek. Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicellina echinata*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIX. 1877.

²⁾ Ich konnte das Auftreten der Ursegmente, lange bevor sich die äussere Gliederung ausprägte, bei verschiedenen Polychaetenlarven beobachten. Bei den Oligochaeten und Hirudineen ist dasselbe Verhalten schon von Rathke und Leuckart beobachtet und namentlich durch Kowalevsky klargelegt.

begründen, müsste man die Organisation des Metamers und die des Kopfsegmentes auf denselben Grundtypus zurückführen können, man müsste nachweisen, dass beide aus derselben Urform entstanden seien.

Sind wir nun im Stande diesen Nachweis zu führen?

Es lassen sich allerdings eine Reihe von Thatsachen hiefür geltend machen, so die Uebereinstimmung in der Anordnung der Musculatur im Kopfsegment und Metamer, die Aehnlichkeit in Bau und Lagerung der Excretionscanäle des Metamers (Segmentalorgane) mit der Kopfuriere. — Auch in Bezug auf die Leibeshöhle zeigen die Metameren ursprünglich dasselbe Verhältniss, wie das Kopfsegment, ihre abweichende definitive Leibeshöhle entwickelt sich erst secundär. — Der Mangel von Mund und Oesophagus könnte als Rückbildung gedeutet werden, die sich ungezwungen durch die Centralisation des Thierstockes zu einem Individuum höherer Ordnung erklären liesse.

Die bedeutendste Schwierigkeit bietet aber die Vergleichung des Centralnervensystems des Kopfes mit dem Bauchstrang der Metameren. Es ist sehr zweifelhaft, ob der Bauchstrang des Metamers auf das typische Scheitelganglion des Kopfsegments zurückgeführt werden könne.¹⁾ Es scheint vielmehr eine Verschiedenheit der Lagerung vorzuliegen, die einen Vergleich ausschliesst. So lange dieser Widerspruch nicht beseitigt ist, kann man eine ursprüngliche Gleichwerthigkeit des Kopfsegments und Metamers nicht annehmen.

Es wird dadurch eine andere Auffassung der Gliederung nothwendig. Wenn wir Kopfsegment und Metamer nicht auf dieselbe Grundform zurückführen können, so ist mit diesem Gegensatz die Auffassung des Annelidenkörpers als Thierstock unhaltbar geworden. Kopf und Metamer stellen dann nichts anderes als verschiedene Körpertheile dar; es ist das Kopfsegment dem metamerisch gegliederten Rumpfe gegenüberzustellen.

Wie können wir uns aber in diesem Falle den metamerischen Bau des Rumpfes erklären? Lässt sich derselbe als eine höhere Differenzirung eines ursprünglich ungegliederten Rumpfes deuten? Ich möchte dies verneinen.

Die Thatsachen, die uns in der Entwicklungsgeschichte des metamerischen Baues vorliegen, sprechen unzweideutig für das Vor-

¹⁾ Von der Semper'schen ganz unrichtigen Auffassung des oberen Schlundganglions kann natürlich nicht die Rede sein.

handensein eines Knospungsprocesses. Wenn die Auffassung des Annelidenkörpers als Thierstock nicht zulässig ist, so muss diese Knospung nothwendiger Weise als Knospung eines Körpertheils aufgefasst werden, welche zur Vervielfältigung desselben führt.

Es würde demnach bei den Anneliden eine Vervielfältigung des Rumpfes durch Knospung vorliegen, deren wesentliches Ergebniss in der Vervielfältigung eines bedeutenden dem Rumpfe angehörenden Organsystems liegt — in der Vervielfältigung der Generationsorgane.

Es würde hier die Wiederholung eines Körpertheiles zu demselben Zwecke führen, den wir bei weit differenzirten Thierstöcken erreicht finden, wo nämlich die Geschlechtsindividuen physiologisch lediglich den die Fortpflanzungsorgane bergenden Körpertheilen gleichwerthig sind.

Die Wiederholung eines Körpertheiles durch Knospung ist nach mancherlei Analogien als möglich und begreiflich anzusehen. — In den Entwicklungsvorgängen der Anneliden an sich fände diese Deutung keinen Widerspruch.

Zur festen Begründung dieser Ansicht ist aber die Erforschung der ungegliederten Stammform der Anneliden unbedingt erforderlich. — Ich will hier einen der wesentlichsten Punkte, der durch Vergleichung zu prüfen wäre, hervorheben.

Wir sahen an der jüngsten Poligordiuslarve im Kopfe alle wesentlichen Organe: Centrales und peripheres Nervensystem, Muskeln, Excretionsapparat schon weit entwickelt, während im Rumpfe noch weder die histiologische, noch die anatomische Differenzirung der entsprechenden Organsysteme begonnen hatte. Es müsste — wenn wir Kopf und Rumpf nur als Abschnitte des Körpers auffassen — auch bei der ungegliederten Stammform sich die fundamentale Thatsache wiederholen, dass die Organe des Rumpfes sich anatomisch und histiologisch später entwickeln als die des Kopfes.

Wir werden weiterhin nachweisen, dass die Anneliden von einer Rotatorien-ähnlichen Stammform abzuleiten sind. Es wäre daher in der Entwicklungsgeschichte der Rotatorien der Schlüssel zu dem Verständniss der Annelidengliederung zu suchen.

Ich halte es bei dem jetzigen Stande der Kenntnisse noch nicht für möglich, zu entscheiden, welche von den beiden hier entwickelten Theorien der Annelidengliederung die richtige ist.

Sollte es gelingen, die hervorgehobenen Schwierigkeiten zu beseitigen und das Kopfsegment und Metamer auf dieselbe Grund-

form zurückzuführen, so möchte die erste Theorie, die Auffassung des Annelidenkörpers als Thierstock, sich als berechtigt erweisen: könnte man aber nachweisen, dass schon bei den Rotatorien ein ähnliches Folgeverhältniss der Entwicklung von Kopf und Rumpf besteht wie bei den Anneliden, dann wäre eine sicherere Begründung der zweiten Theorie gegeben.

Die Segmentirung bei anderen Ordnungen des Wurmtypus.

Viele Rotatorien zeigen eine Gliederung des Körpers in eine Anzahl hintereinanderliegender Abschnitte. Es wurde schon oftmals, von verschiedenen Forschern, diese Gliederung als Vorläufer der Segmentirung der Anneliden angesehen.

Viel ausgesprochener als bei den Rotatorien zeigt sich diese Gliederung bei der, früher meist zu den Nematoden gerechneten, von Bütschli aber mit Recht in die Nähe der Gastrotrichen gestellten, merkwürdigen Gattung Echinoderes.

Die Gliederung ist bei Echinoderes, wie bei den Rotatorien, nur durch Einschnürungen des Integuments und diesen entsprechende Gruppierung der Muskeln ausgeprägt. Die durch diese Einschnürungen abgegrenzten Abschnitte des Integuments zeigen namentlich bei Echinoderes ein Verhalten, welches sehr an die Segmentirung der Anneliden erinnert. Der vorderste Abschnitt, welcher die Mundöffnung trägt (Kopfsegment), weicht in seinem Baue von den nachfolgenden, eine Reihe gleichgestalteter Segmente (Metameren) bildenden Abschnitten ab, und zuletzt folgt wieder ein abweichendes Endsegment.

Eine Wiederholung der inneren Organe, und namentlich der Geschlechtsorgane, welche für das Wesen der Annelidensegmentirung charakteristisch ist, findet sich aber weder bei Echinoderes noch bei den Rotatorien. Ich schliesse mich deshalb der Ansicht Bütschli's vollkommen an, der die Gliederung der Rotatorien und des Echinoderes für typisch verschieden von der Segmentirung der Anneliden hält.¹⁾

Die Gliederung ist bei den Rotatorien und Echinoderes nur eine äussere; sie ist auf eine durch Anpassung an die Bewegung entstandene Differenzirung zurückzuführen.

Dasselbe, was über die Gliederung des Echinoderes gesagt

¹⁾ Bütschli, Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung Chaetonotus. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXVI. 1876.

wurde, lässt sich auf die Segmentirung der sonderbaren Nemäodenformen *Desmoscolex* und *Trichoderma* anwenden.

Ganz anders gestalten sich aber die Verhältnisse bei den in ihrer Gliederung oft mit den Anneliden verglichenen Cestoden. Hier wiederholen sich in den einzelnen Gliedern die Organe und namentlich die Geschlechtsorgane mit vollkommener Regelmässigkeit. — Die Bildung der Metameren geht bei den Cestoden (wie bei den Anneliden) von einem undifferenzierten Körpertheile aus, wie dies für die Knospung charakteristisch ist. — Es reihen sich daher die Metameren in regelmässiger Altersfolge von dem Knospungspunkte aus aneinander.

Es wird auch bei den Cestoden die Frage gestellt werden, ob die Metameren den Werth eines Individuums oder blos eines durch Knospung sich wiederholenden Körpertheils besitzen? Bei Berücksichtigung der ungegliederten Formen *Ligula* und *Caryophyllaeus* möchte die letztere Ansicht wahrscheinlicher sein.

Während bei den Anneliden die Bildung der neuen Metameren am Hinterende vor sich geht, erfolgt dieselbe bei den Cestoden an jenem Körperende, welches bisher stets als Vorderende aufgefasst wird. Es ergibt sich also eine fundamental verschiedene Anordnung der Metameren.

Aber auch abgesehen von diesem Unterschiede könnte man die Metamerenbildung der Cestoden und Anneliden keineswegs als homolog im strengen Sinne der Homophylie gelten lassen, da bei der grossen Verschiedenheit in der Organisation an eine Ableitung der Anneliden und Cestoden von einer gemeinschaftlichen gegliederten Stammform nicht gedacht werden kann.

Die Metamerenbildung ist vielmehr in beiden Ordnungen selbstständig erworben.

Auch bei den Nemertinen scheint ein metamerischer Körperbau vorzuliegen, denn es ist eine Wiederholung der Geschlechtsorgane und ein gleichmässiger Bau der entsprechenden Körperabschnitte nachgewiesen.¹⁾ Wir können, wie bei den Anneliden, ein abweichendes Kopfsegment, in welchem keine Geschlechtsorgane sich finden, den Metameren des Rumpfes, die in der Wie-

¹⁾ Vergl. von neueren Publicationen: Hubrecht, Untersuchungen über Nemertinen aus dem Golf von Neapel, niederländ. Archiv f. Zool. Bd. II. Heft 3. Ferner Barrois, Mémoire sur l'embryologie des Némertes, Paris 1877. Auch hat Semper (l. c.) mehrfach den metamerischen Bau der Nemertinen mit Entschiedenheit betont.

derholung der Geschlechtsorgane ihren Ausdruck finden. gegenüberstellen. Der metamerische Bau ist hier ebensowenig, wie bei den niedrigsten Anneliden (*Polygordius*), in der äusseren Körperform ausgeprägt.

Ueber die Entwicklung der Metameren bei den Nemertinen besitzen wir noch keine ausreichende Kenntniss. Doch ist es wahrscheinlich, dass die Bildung derselben von dem undifferenzirten Hinterende des Körpers ausgeht und zu derselben regelmässigen Altersfolge, vom hintersten jüngsten bis zum vordersten ältesten Metamer, führt, wie bei den Anneliden. Wenn diese Vermuthung sich bestätigen sollte, dann würde der metamerische Bau der Nemertinen in seinem Wesen als vollkommen übereinstimmend mit dem der Anneliden anzusehen sein.

Doch auch hier könnte der übereinstimmende metamerische Bau allein nicht als beweisend für die Verwandtschaft zweier Gruppen betrachtet werden.

Wir werden auf die Frage des Verwandtschaftsverhältnisses der Anneliden und Nemertinen weiterhin zurückkommen.

Die Segmentirung der Arthropoden.

Bei den Arthropoden ist die Segmentirung durch die weitgehende Differenzirung des Gesamtorganismus grossen Veränderungen unterworfen.

In weitaus den meisten Gruppen ist aber schon äusserlich eine auffallende Heteronomie der Segmente bemerkbar. Es ist eine Theilung der Arbeit eingetreten, so dass die Segmente in den verschiedenen Regionen des Körpers verschiedene Functionen übernommen haben.

Bei den ursprünglichsten Arthropoden, den Phyllopoden, ist die (äusserliche) Homonomie der Segmente noch am wenigsten gestört.

Auch die Entwicklungsgeschichte beweist, dass die Segmente (des Rumpfes) ursprünglich von homonomer Bedeutung sind.

Die Erscheinungen, die wir bei der Entwicklung der Gliederung der Arthropoden beobachten, lassen sich auf jene Verhältnisse zurückführen, die wir bei den Anneliden kennen gelernt haben. — Wir unterscheiden am Embryo oder der Larve der Arthropoden ein Kopfsegment (s. str.), eine Anzahl ursprünglich gleichwerthiger Rumpfsegmente, in regelmässiger Altersfolge vom vordersten ältesten bis zum hintersten jüngsten, und einen un-

differenzirten Endabschnitt, von welchem aus die Bildung neuer Rumpfsegmente vor sich geht.¹⁾

Die Arthropoden sind, wie weiterhin bei Berücksichtigung der anderen Organisationsverhältnisse erörtert werden soll, ihrer Abstammung nach von den Anneliden abzuleiten. — In ihrer Segmentirung zeigen sich Verhältnisse, welche demgemäss von jenen der Anneliden ableitbar, aber jedenfalls viel weiter differenzirt und von dem ursprünglichen Typus (*Polygordius*) viel weiter entfernt sind.

Die Gliederung, die bei den ursprünglichsten Anneliden (*Polygordius*) in der äusseren Körperform noch nicht zur Ausprägung gekommen ist, macht sich bei den Polychaeten sowohl durch segmentale Einschnürungen des Integuments, als auch durch die weit differenzirten segmentalen Körperanhänge bemerkbar; bei den Crustaceen, bei welchen die Extremitäten eine noch viel bedeutendere Rolle spielen, ist die Differenzirung in dieser Richtung noch viel weiter gediehen. Der ursprünglich aus continuirlichen Längsmuskelfeldern zusammengesetzte Hautmuskelschlauch ist, im Zusammenhange mit dieser Differenzirung, in einzelne kürzere Muskelbündel zerfallen, welche die Extremitäten und die Segmente des Integuments bewegen.

Die Heteronomie in der äusseren Gestaltung der Segmente ist schon bei den ursprünglichsten der bekannten Crustaceen, den Phyllopoden, in der Umgestaltung der vordersten Rumpfsegmente und ihrer Extremitäten aufgetreten. Die Umbildung der vorderen Rumpfsegmente ist aber bei den anderen Gruppen der Crustaceen und bei den Tracheaten noch viel weiter vorgeschritten und es treten diese Rumpfsegmente mit dem Kopfsegmente (s. str.) in nähere Beziehung.

Viel früher aber als die äusserliche Heteronomie muss die innere Heteronomie der Segmente aufgetreten sein; sie zeigt sich nicht nur in der Ausbildung des Darmcanales, auch jene Wiederholung der Geschlechtsorgane, die ursprünglich für die Segmentirung charakteristisch war, ist bei den Arthropoden nirgends mehr zu beobachten. Wie bei den Oligochaeten unter den Anneliden, so sind auch bei den Arthropoden die Geschlechtsorgane auf eine engere Region des Körpers beschränkt, es fungiren nicht mehr alle Rumpfsegmente als Geschlechtssegmente.

¹⁾ Die Altersfolge der Metameren bei den Crustaceen ist schon vor Jahren zuerst für die Copepoden, später für die Phyllopoden, neuerdings auch, älteren Angaben von Fritz Müller gegenüber, für die Malacostraken, von Claus als übereinstimmend mit den Verhältnissen der Anneliden dargethan.

Die Segmentirung, deren wesentliche Bedeutung ursprünglich in der Wiederholung der Geschlechtsorgane lag, hat bei der weiteren Differenzirung in der vollkommeneren Bewegungsleistung des segmentirten Körpers ihre Verwerthung gefunden, wobei der Fortpflanzungsapparat auf eine beschränkte Region des Körpers concentrirt wurde.

Die Segmentirung der Wirbelthiere.

Die Gliederung des Wirbelthierembryo zeigt dieselben charakteristischen Verhältnisse, welche wir bei den Anneliden kennen gelernt haben. Wir unterscheiden einen Kopfabschnitt, eine Reihe von Metameren, von welchen das vorderste das älteste, das hinterste das jüngste ist, und einen undifferenzirten Endabschnitt, von welchem die Bildung neuer Metameren ausgeht.

Allerdings ist mehrfach behauptet worden, dass auch vor dem ältesten Metamer neue Metameren entstehen. Doch sind diese Angaben noch nicht sicher bewiesen, und sie können mit Recht in Zweifel gezogen werden, da, wie bei dem Annelidenembryo, das Fortschreiten des Differenzirungsprocesses am Embryo von vorne nach rückwärts so klar vorliegt.¹⁾

Die Uebereinstimmung des metamerischen Baues der Wirbelthiere mit dem der Anneliden ist auch darin ausgeprägt, dass die Segmentirung zuerst als eine innere auftritt. Die Genitalplatte, die sich durch alle Rumpfsegmente erstreckt, kann als gleichwerthig den segmentalen Geschlechtsorganen der Anneliden angesehen werden.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung tritt stets eine heteronome Ausbildung der Metameren auf, die mit dem Grade der Differenzirung der verschiedenen Wirbelthierclassen gleichen Schritt hält.

Die Entwicklung des Kopfabschnittes, der bei seiner weiteren Ausbildung eine Wiederholung von Organen (Nervensystem) zeigt, lässt es wahrscheinlich erscheinen, dass hier eine Anzahl von Metameren mit dem Kopfsegment in nähere Beziehung getreten und so innig mit demselben verschmolzen sind, dass selbst in der Entwicklungsgeschichte die Abgrenzung ihrer Urwirbel

¹⁾ Wenn auch die vordere Grenze des vordersten Urwirbels später entsteht, nachdem schon einige nachfolgende Urwirbel gebildet sind (Kölliker und andere Aut.), so muss dies nicht nothwendiger Weise zu der Deutung führen, dass der vorderste Urwirbel jünger wäre, als die unmittelbar nachfolgenden, sondern liesse sich vielleicht auch anderweitig erklären.

verwischt wurde, und dass die Segmentirung erst in der Ausbildung des Nervensystems wieder hervortritt.

Oder sollte der Kopfabschnitt von einem einfachen ungegliederten Kopfsegment abgeleitet werden können?

Dies würde gar sehr sowohl mit der älteren Götthe-Oken'schen, als auch mit der neueren Gegenbaur'schen Schädeltheorie im Widerspruche stehen, die freilich beide die Entwicklungsgeschichte nicht berücksichtigt haben.

III. Capitel. Trochophora.

Wir haben die Bedeutung der Lovén'schen Larve für die Ontogenie der Anneliden schon hervorgehoben. Doch die Bedeutung dieser Form reicht noch weit über die Classe der Anneliden hinaus. Durch die Beziehungen zu den verschiedensten Thierclassen und zu deren Larvenformen erweist sich der Lovén'sche Typus als eine uralte Form, die nicht nur von ontogenetischer, sondern auch von phylogenetischer Bedeutung ist.

In der Lovén'schen Larve ist, wie wir darlegen werden, eine uralte Stammform, von welcher eine grosse Reihe von Thierclassen abzuleiten ist, in annähernder Reinheit wiederholt.

Wir wollen zunächst das Stadium, welchem wir unsere Betrachtung widmen wollen, näher präcisiren. Es ist dies das jüngste Larvenstadium, welches wir von Polygordius beschrieben haben, die ungegliederte Larve.

Wir wollen dieses Stadium, welches in der Ausbildung seiner mannigfachen Organe und in der Anordnung derselben einen wohl charakterisirten Typus bildet, als Trochophorastadium oder kurz als Trochophora bezeichnen.¹⁾

Diese Form ist wohl vollkommen rein nur bei den Annelidenlarven erhalten. Auf dieselbe Grundform lässt sich aber sogar eine noch jetzt lebende Thierclass zurückführen, deren Bau in den wesentlichsten Zügen mit der Trochophora übereinstimmt. Es ist dies die Classe der Rotatorien.

Diese Uebereinstimmung einer entwickelten Thierform mit dem Larvenstadium einer anderen Classe — eine für die Entwicklungstheorie bedeutungsvolle Erscheinung — geht hier so weit, dass

¹⁾ Ray-Lankester bezeichnete diese Form als Trochosphaera, welche Benennung auch Semper angenommen hat. Da aber Semper schon früher eine Rotatoriengattung — die mit dieser Larvenform durchaus nicht identisch ist, sondern vielfache weitere und besondere Differenzirungen zeigt — Trochosphaera genannt hatte, so möchte ich einen anderen Namen, Trochophora, für die Larve wählen.

man die Trochophora der Anneliden, wenn sie auf dieser Entwicklungsstufe geschlechtsreif würde, der Classe der Rotatorien einordnen müsste.

Mit gleicher Sicherheit sind die Larven der Mollusken und zwar der Bivalven, Gastropoden und Pteropoden auf die Trochophora zurückzuführen.¹⁾

Auch zu anderen Thierclassen steht die Trochophora in mehr oder weniger klaren Beziehungen.

Wir wollen uns zunächst zur Vergleichung der Trochophoraform in den drei Gruppen der Anneliden, Rotatorien und Mollusken wenden, wobei die Morphologie dieser Form einer eingehenden Erörterung unterzogen werden soll.

Wir werden in dieser Auseinandersetzung die einzelnen Organsysteme in Bezug auf ihren charakteristischen Bau und ihre typische Lagerung behandeln.

A. Der Apparat der oralen Wimperkränze.

Den Apparat der oralen Wimperkränze finden wir in seiner ursprünglichsten Form bei der Polygordiuslarve und vielen anderen Annelidenlarven erhalten. Ich will hier nochmals die wesentlichsten Punkte in Betreff des Baues, der Function und der Entwicklung dieses Apparates hervorheben.

Der Apparat der oralen Wimperkränze besteht in seiner ursprünglichsten, bei der Polygordiuslarve erhaltenen Form aus folgenden Theilen:

1. Einem präoralen, doppelreihigen Wimperkranz, welcher dicht vor der Mundöffnung gelegen ist, und das vordere Körperende (Scheitelfeld) umsäumt.

2. Einem einreihigen, postoralen Wimperkranz, der dicht hinter der Mundöffnung gelegen ist.

3. Einer Wimperrinne, die zwischen beiden Wimperkränzen verläuft und sich direct in die wimpernde Mundöffnung fortsetzt.

Der vordere Wimperkranz dient namentlich der Bewegung, während der postorale Wimperkranz und die Wimperrinne zur Nahrungsaufnahme in näherer Beziehung stehen.

In Betreff der Entwicklung dieses Apparates ist zu bemerken, dass derselbe nicht sogleich als kreisförmig geschlossener

¹⁾ Huxley war der erste, der diese für die Verwandtschaftsbeziehungen der Bilaterien überaus wichtige Vergleichung aufgestellt hat; ihm haben sich Gegenbaur, Ray-Lankester, Bütschli, Semper u. a. angeschlossen.

Wimperapparat auftritt, sondern zuerst an der Bauchseite auftritt und von da aus in seiner Entwicklung gegen den Rücken fortschreitet, um schliesslich erst, am Rücken verwachsend, zur kreisförmig geschlossenen Ausbildung zu gelangen.

In ganz ähnlicher Ausbildung wie bei *Polygordius* findet sich der orale Wimperapparat bei vielen anderen Annelidenlarven, so bei *Echiurus* und bei vielen Polychaeten (*Nephtys*). Bei *Mitraria*, bei *Sabella*- und *Nereiden*larven konnte ich beobachten, dass der präorale Wimperkranz von zwei Zellreihen gebildet wird.

Unter den Oligochaeten findet sich nur bei den Embryonen von *Criodrilus* der orale Wimperapparat vor. Doch ist er hier so reducirt, dass nur die adorale Wimperrinne übrig geblieben ist; die präoralen und postoralen Geisselreihen sind rückgebildet. Die Homologie des Apparates von *Criodrilus* mit dem Wimperapparate der *Trochophora* ist durch die Entwicklung bewiesen. Die secundäre Verwachsung des Apparates in der Rückenlinie ist bei *Criodrilus*, wo die Umwachsung durch die Aufblähung des Embryo verlangsamt ist, sehr leicht zu beobachten.

In derselben typischen Ausbildung, in welcher er den Annelidenlarven zukommt, findet sich der Wimperapparat auch bei den Rotatorien.

Der präorale Wimperkranz, welcher das Scheitelfeld umsäumt und dicht vor der ventral gelegenen Mundöffnung hinzieht, ist lange schon als das für die Rotiferen charakteristische Räderorgan bekannt. Dieses Räderorgan erfährt in den verschiedenen Gruppen der Rotatorien die mannigfachsten Differenzirungen und Umänderungen. Alle diese Modificationen sind aber auf die Grundform des präoralen Wimperkranzes zurückzuführen.

Ausser dem präoralen Wimperkranz besitzen aber die meisten Rotiferen auch, gerade so wie die *Trochophora* der Anneliden, einen viel zarteren postoralen Wimperkranz und eine zwischen den beiden Wimperkranzen gelegene adorale Flimmerrinne.

Schon im Jahre 1771 hat der Pastor Johann Conrad Eichhorn¹⁾ bei *Lacinularia* jenen zarten postoralen Wimperkranz abgebildet. Auch J. C. Schäffer scheint schon (1755)²⁾ diesen Wimperkranz bei *Melicerta* ringens gesehen zu haben. — Der zweite Wimperkranz wurde viel später erst wieder genauer be-

¹⁾ Beiträge zur Naturgesch. d. kleinsten Wasserthiere, Berlin u. Stettin 1871.

²⁾ J. C. Schäffer, Die Blumenpolypen des süsssen Wassers, Regensburg 1755, Tab. I, Fig. 3.

schrieben und zwar von Huxley (1852)¹⁾ und Leydig (1851)²⁾ bei *Lacinularia*, von Williamson bei *Melicerta*³⁾, Leydig bei *Pterodina* und *Hydatina*.⁴⁾ Leydig, der eine genaue Beschreibung des Flimmerapparates gibt, beschreibt auch die Flimmerrinne bei *Lacinularia*. Auch Schmarda⁵⁾ hat einen doppelten Flimmerreif bei *Diplotrocha* beschrieben.

Claparède⁶⁾ wies nach, dass der zweite Wimperkranz typisch für die Rotatorien sei, da derselbe in den verschiedensten Rotatoriengruppen sowohl bei Schizotrochen, als bei Zygotrochen vorkommt. Claparède war auch der erste, der die physiologische Bedeutung des zweiten Wimperkranzes und der Flimmerrinne hervorgehoben hat.

Während der präorale Wimperkranz, wenigstens bei den nicht festsitzenden Rotatorien, vornehmlich zur Locomotion des Thieres dient, besorgt der postorale Wimperkranz und die Flimmerrinne die Zuleitung der Nahrungstheilchen in die Mundöffnung.

Auch bei der interessanten, von Semper beschriebenen *Trochosphaera aequatorialis*⁷⁾ findet sich ein rudimentärer postoraler Wimperkranz.

Weitere interessante Beiträge zur Kenntniss des Wimperapparates der Rotatorien verdanken wir Grenacher.⁸⁾ Besonders schön ist die doppelte Function der Wimperkränze nach Grenacher bei *Microdon clavus* ausgeprägt.

Der Wimperapparat der Rotatorien zeigt demnach in seinem Baue und seiner Function die auffallendste Uebereinstimmung mit jenem der Trochophora der Anneliden. Aber auch in der Entwicklung finden wir typische Uebereinstimmung. Die Differenzirung des Räderapparates schreitet (nach Salensky)⁹⁾ von der Mund-

¹⁾ Huxley, A Contribution to the Anatomy and Physiology of the Rotifera. Quarterly Journal of Microscopical Science of the M. Society of London 1852.

²⁾ Leydig, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der *Lacinularia socialis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1851.

³⁾ William, On the Anatomy of *Melicerta ringens*. Quarterly Journal etc. 1853.

⁴⁾ Leydig, Ueber den Bau und die systematische Stellung der Räderthiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VI, 1854.

⁵⁾ Schmarda, in d. Denkschriften der Wiener Akad. d. Wissensch. VII Bd.

⁶⁾ E. Claparède, Miscellanees zoologiques. Ann. des sciences nat., Tom. VIII. 1867.

⁷⁾ Semper, *Trochosphaera aequatorialis*. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXII.

⁸⁾ Grenacher, Einige Beobachtungen über Räderthiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. T. XIX, 1869.

⁹⁾ W. Salensky, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des *Brachionus urceolaris*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Tom. XXII. 1872.

region gegen den Rücken vor. es erfolgt erst secundär die kreisförmige Schliessung des Organes.

Der einzige wesentliche Unterschied zwischen dem Wimperapparat der Rotiferen und dem der Polygordiuslarve besteht darin, dass der präorale Wimperkranz bei den Rotatorien nur von einer einfachen Geisselreihe (und auch von einer einfachen Zellreihe) gebildet wird, während er bei der Polygordiuslarve (und anderen Annelidenlarven) doppelreihig sich findet. Vielleicht wird dieses ursprünglichere Verhalten von den Rotatorien in der Ontogenie wiederholt, oder es findet sich vielleicht gar noch bei irgend einer Form erhalten.

Die Homologie der Wimperapparate der Rotatorien und der Trochophora der Anneliden ist durch die Lage, den Bau, die Function und die Entwicklungsgeschichte dieser Organe unzweifelhaft erwiesen.

Mit derselben Sicherheit lässt sich das Velum der Mollusken auf den Wimperapparat der Trochophora zurückführen. Doch ist das Velum nur eine reducirte Form des ursprünglichen Apparates. Das Velum entspricht nämlich nur dem präoralen Wimperkranze, es umsäumt das Scheitelfeld und zieht dicht vor dem Munde hin. Der präorale Wimperkranz ist sogar im Velum noch in reinerer Form erhalten, als bei den Rotatorien, denn er besteht hier, wie wenigstens für *Paludina vivipara* unter den Gastropoden und bei mehreren Pteropoden nachgewiesen ist, aus einer doppelten Reihe von Wimperzellen.

Die typische Eigenthümlichkeit der secundären Verwachsung am Rücken ist wenigstens bei einigen Formen sicher erkannt, so z. B. bei *Nassa*, *Natica*, *Fusus*, *Murex*. ¹⁾ Die secundäre Schliessung des Velums ist überhaupt bei solchen Formen am leichtesten zu beobachten, wo die Umwachsung durch Aufblähung des Embryo (in diesem Falle durch Nahrungsdotter bedingt) eine verlangsamte ist. Bei manchen Gastropoden bleibt das Velum überhaupt am Rücken offen, so z. B. bei den Süßwasserpulmonaten, wo Rabl ²⁾ und Ray-Lankester ³⁾ das Velum ganz richtig erkannt haben. ⁴⁾

¹⁾ N. Bobretzky, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Archiv f. mikroskop. Anatom. XII. Bd. 1877.

²⁾ Rabl, Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaften Bd. IX, 1875.

³⁾ Ray-Lankester, Developpement of the Pond-snail. Quart. Journ. Mic. Sci. 1878.

⁴⁾ Ihering (Ueber die Entwicklungsgeschichte von *Helix*, Jenaische Zeitschr. f. Nat. IX. Bd. 1875), welcher die Deutung Ray-Lankester's bezweifelt, beweist, dass ihm Begriff des Velums ganz unklar ist.

Da der Wimperapparat bei den Molluskenlarven nur zur Locomotion dient, so ist es begreiflich, dass bei ihnen nur der präorale Wimperkranz, dem ja diese Function typisch zukommt, erhalten ist: der postorale Wimperkranz und die Flimmerrinne sind rückgebildet.

Das Velum, welches bei den Bivalven, den Gastropoden, Heteropoden und Pteropoden wesentlich dieselben Verhältnisse zeigt, ist dem präoralen Wimperkranze der Annelidenlarven homolog zu setzen.

B. Scheitelplatte.

In der Mitte des vom präoralen Wimperkranze umsäumten Scheitelfeldes liegt die Scheitelplatte.

Die Scheitelplatte liegt genau am vorderen Pole des Körpers und in einiger Entfernung von der ventral gelegenen Mundöffnung. Ich habe die Scheitelplatte nicht nur bei der *Polygordius*larve, sondern auch bei vielen anderen Annelidenlarven gefunden. Sie tritt stets früher auf, als alle anderen Theile des Centralnervensystems, und bildet die Anlage des oberen Schlundganglions. Auch bei den Oligochaeten findet sich die Scheitelplatte in derselben typischen Entwicklung. Ich konnte sie ebenso auch bei *Nephele* nachweisen.¹⁾

So wie bei den Anneliden entwickelt sich auch bei den Rotatorien und den Mollusken das obere Schlundganglion aus der in der Mitte des Scheitelfeldes gelegenen Scheitelplatte. Es kann auch bei letzteren kein Zweifel hierüber sein, wenn man die Abbildungen von Ray-Lankester und Fol mit denjenigen der *Polygordius*larve vergleicht. Bobretzky hat dagegen auf seine negativen Befunde ganz ungerechtfertigten Werth gelegt. — Die hierauf basirten phylogenetischen Schlussfolgerungen Bobretzky's²⁾ sind vollends der Beweis einer sehr oberflächlichen Anschauung.

Die doppelten Augenflecken der Scheitelplatte finden sich, wie bei der *Polygordius*larve, so auch bei den Larven der Rota-

¹⁾ Ganz falsch hat Bütschli die Entstehung des oberen Schlundganglions von *Nephele* beschrieben, da er dasselbe von einer Zellenwucherung am Mundrande ableitet. Die Scheitelplatte, die morphologisch das Vorderende des Embryo bildet, liegt bei *Nephele* scheinbar auf dem Rücken; dies wird von der starken Ausbildung des zapfenförmig vorspringenden Mundwulstes bedingt; die Scheitelplatte, aus welcher das obere Schlundganglion sich entwickelt, liegt an der Basis dieses zapfenförmig vorspringenden Wulstes als eine ziemlich breite Ectodermverdickung.

²⁾ I. c. Die Mollusken sollen nach Bobretzky mit den anderen Bilaterien nur die Gastrula gemein haben.

torien. Die Augenflecke der Rotatorien bleiben bei der Abspaltung des oberen Schlundganglions vom Ectoderm, meist mit dem ersteren in Zusammenhang, und wenn diese beiden halbkugelförmigen, nach aussen divergirenden Pigmentflecke, wie dies öfters vorkommt, mit einander verschmelzen, bilden sie den „x-förmigen“ Augenfleck der Rotatorien; an demselben ist aber noch die Duplicität der lichtbrechenden Körper zu constatiren.

Auch die Augen der Molluskenlarven, welche an der Scheitelplatte sich entwickeln, sind wahrscheinlich den primären Augen der Trochophora homolog.

Auch die Tentakeln der Mollusken scheinen mit den primären Tentakeln der Anneliden, welche am Vorderende des Körpers entstehen, homolog, d. h. von derselben Urform ererbt zu sein.

C. Darmcanal.

Der Darmcanal ist sowohl bei den Annelidenlarven, als auch bei den Molluskenlarven und den Rotatorien auf dieselbe Grundform zurückzuführen.

Die Lagerung der Mundöffnung auf der Bauchseite und ihre Beziehung zum Wimperapparate sind schon oben hervor gehoben worden.

Der Darmcanal zeigt typisch drei Abschnitte: Vorderdarm, Mitteldarm und Hinterdarm.

Der Vorderdarm und Hinterdarm sind vom Ectoderm aus gebildet, der Mitteldarm allein entsteht aus dem Entoderm.

Der Wimperreussenapparat, der an der inneren Mündung des Vorderdarms der Polygordiuslarve beschrieben wurde, kommt auch vielen anderen Annelidenformen zu, und scheint mir überhaupt von phylogenetischer Bedeutung zu sein.

Die Lage der Afteröffnung ist von besonderer morphologischer Wichtigkeit.

Der After der Polygordiuslarve liegt hinter den Urzellen des Mesoderms, die am Hinterende der Mesodermstreifen liegen. Ich fasse die Region von der Scheitelplatte bis zu den grossen Mesodermzellen als Bauchfläche auf. Der After gehört demnach der Rückenfläche an, und es kommt vor, dass er sowohl bei Anneliden, als auch bei Mollusken und Rotatorien an der Rückenfläche ziemlich weit nach vorne rückt.

D. Leibeshöhle.

Bei der Trochophoralarve der Anneliden und Mollusken und bei den Rotatorien finden wir eine geräumige Leibeshöhle, die in

ihrem Verhalten zu den Organen, sowie in ihrer Entwicklung bei allen diesen Formen übereinstimmt.

Diese Leibeshöhle, die wir in gleicher Weise noch bei anderen niederen Bilaterien und bei vielen Larvenformen entwickelt finden, ist zu unterscheiden von der definitiven Leibeshöhle des Rumpfes bei den Anneliden (Gephyreen), Arthropoden, Mollusken und Wirbelthieren. Wir wollen sie, im Gegensatze zu den letzteren Bildungen, nach dem Vorgange von Claus¹⁾ als primäre Leibeshöhle bezeichnen.

Die primäre Leibeshöhle trennt, als perienterische Höhle, die zwei ineinander geschachtelten Röhren, den Darmcanal und die Leibeswand von einander; sie ist durch keinerlei Dissepimente oder Mesenterien in getrennte Höhlen abgetheilt. Der wesentliche Charakter der primären Leibeshöhle, durch welchen sie sich von der secundären Rumpfhöhle der höheren Bilaterien unterscheidet, wird am besten durch die Entwicklungsgeschichte klargelegt. Die primäre Leibeshöhle entsteht durch einfache Abhebung des Entoderms von den anderen zwei Keimblättern.

Das Entoderm der Trochophora und der niedrigen Bilaterien steht mit dem Mesoderm in keiner Verbindung, der Mitteldarm entbehrt der Muskelschichte. Die primäre Leibeshöhle wird demnach von dem Entoderm einerseits und vom Ectoderm und Mesoderm andererseits begrenzt. Die Muskeln durchziehen frei die Leibeshöhle, inseriren sich aber alle am Ectoderm, theils an der Leibeswand, theils an dem vom Ectoderm gebildeten Vorder- und Hinterdarm.

Ganz anders als diese primäre Leibeshöhle verhält sich die secundäre Rumpfhöhle der höheren Bilaterien; diese entsteht stets durch Spaltung des Mesoderms, sie ist stets zwischen Darmfaserplatte und Hautmuskelpalte gelegen. Sie scheint ferner stets ihrer Entwicklung nach in zwei vollkommen getrennten Hälften, einer rechten und einer linken, zu entstehen, und ist auch oft bleibend durch ein dorsales und ein ventrales Mesenterium des Darmes in zwei vollkommen getrennte Hälften geschieden.

In der Entwicklungsgeschichte von *Polygordius* konnten wir die primäre und secundäre Leibeshöhle zu gleicher Zeit bestehen sehen. Die primäre Leibeshöhle persistirt in reducirter Form als Kopfhöhle des *Polygordius* (ebenso bei den anderen Anneliden und wahrscheinlich auch bei den Mollusken).

¹⁾ C. Claus, die Typenlehre oder E. Häckels sog. Gastraeatheorie. Wien 1874, pag. 17 und 18.

Das „Cölom“ H \ddot{a} ckel's ist demnach, in dem von ihm aufgestellten Umfang, kein einheitlicher Begriff, und die Eintheilung der Bilaterien in Acoelomier und Coelomaten ist unhaltbar.

E. Die Gebilde des mittleren Keimblattes.

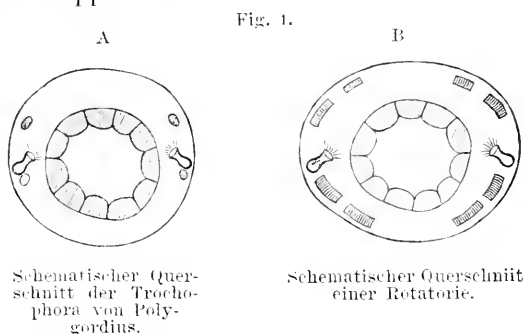
Von den Gebilden des mittleren Keimblattes sind es die Muskeln und der Excretionsapparat, die wir vorerst in Betracht ziehen und deren Bau und Lagerung bei der Trochophoraform der Anneliden, Mollusken und Rotatorien wir hier n \ddot{a} her er \ddot{o} rtern wollen.

Wir werden auch bei diesen Gebilden typische Uebereinstimmung in allen drei Gruppen finden.

Wir unterscheiden, ausser den Muskelfasern die am Vorder- und Hinterdarm und am Velum sich inseriren. L \ddot{a} ngsmuskelz \ddot{u} ge, welche zur Bewegung oder Gestaltver \ddot{a} nderung des K \ddot{o} rpers im Allgemeinen dienen. Diese L \ddot{a} ngsmuskelz \ddot{u} ge lassen sich stets in dorsale und ventrale L \ddot{a} ngsmuskeln eintheilen; zwischen beiden, in der Seitenlinie, verl \ddot{a} uft der Excretionscanal, der urspr \ddot{u} nglichste Theil des Excretionsapparates.

Das einfachste Verhalten zeigen wohl die L \ddot{a} ngsmuskelz \ddot{u} ge der Trochophora von Polygordius, der dorsale und ventrale Muskel ist da von einer einzigen Zelle gebildet. — Nebenstehend ist

einschematischer Querschnitt der Trochophora von Polygordius dargestellt.



Die Verh \ddot{a} ltnisse der Rotatorien lassen sich auf dieselbe Grundform zur \ddot{u} ckf \ddot{u} hren, wie aus dem anderen Schema ersichtlich ist.

Wir wollen hier noch n \ddot{a} her auf die Vergleichung des Nierenapparates der Trochophoraformen eingehen.

Jener Apparat von verzweigten, mit Trichter \ddot{o} ffnungen in der Leibesh \ddot{o} hle beginnenden Excretionscan \ddot{a} len, den wir bei der Polygordiuslarve kennen gelernt haben, stimmt in seinem Bau und seiner Lagerung in der Seitenlinie so auffallend mit dem der Rotatorien \ddot{u} berein, dass an der Homologie dieser Organe kein Zweifel sein kann.

Aber auch bei den Mollusken sind ganz \ddot{a} hnliche Organe bekannt geworden; sie sind als Urnieren der S \ddot{u} sswasserpulmonaten

beschrieben: diese Organe zeigen mit jenen der Trochophora von *Polygordius* typische Uebereinstimmung in Bau und Lage.¹⁾

Auch in ihrem histologischen Baue stimmen die Excretionscanäle wesentlich überein. Es sind stets flimmernde Canäle, die von einer verhältnissmässig geringen Anzahl von Zellen gebildet sind: das Vorkommen durchbohrter Zellen scheint bei diesen Organen ein allgemein verbreitetes zu sein.

Eine Schwierigkeit der Vergleichung muss ich hier hervorheben. Die Excretionscanäle münden nämlich bei der *Polygordius*- und Molluskenlarve ziemlich weit vorne und der Bauchseite genähert nach aussen, bei den Rotatorien erstrecken sich dieselben bis nach hinten und münden in der den Endabschnitt des Darmcanals bildenden Ectodermcloake. — Wie ist nun dieser Unterschied zu erklären? Es kommen hier verschiedene Fragen in Betracht. — Ist etwa nur der Kopfabschnitt der Trochophoralarve einer Rotatorie zu vergleichen, der Rumpfabschnitt aber als Knospenanlage aufzufassen? Dies führt auf die oben auseinandergesetzte Theorie der Knospung und Individualität des Metamers zurück. Die Entscheidung hängt mit der Entscheidung dieser Theorien zusammen.

Oder ist etwa durch die Cloakenbildung der Rotatorien eine so ausgedehnte Ectodermregion (die früher der Oberfläche angehörte) mit einbezogen, dass auch die Mündungsstellen der Excretionsorgane mit betroffen wurden?

Oder ist endlich bei den Rotatorien zu dem ursprünglichen Excretionsapparate, der Kopfniere, eine secundäre Rumpfniere hinzugekommen und die Ausmündung in der Cloake eine secundär entstandene?

Alle diese Fragen werden wohl durch die Untersuchung der Rotatorienentwicklung ihre Erledigung finden können.

Die Homologie des Excretionsapparates der Rotatorien mit jenem der Trochophora der Anneliden und der Mollusken kann bei der sonstigen grossen Uebereinstimmung in Bau und Lagerung dieser Organe schon jetzt als gesichert angesehen werden.

Die Anordnung der Längsmuskeln des Körpers in dorsale und ventrale Züge, zwischen welchen beiden die Excretionscanäle in der Seitenlinie gelegen sind, repräsentirt ein sehr ursprüngliches Verhalten, welches sich bei allen Bilaterien in mehr oder

¹⁾ Fol, Sur le développement des gastéropod. pulm., und Bütschli. Entwicklungsgeschichtliche Beiträge etc. (I. c.).

minder modificirter Form erhalten findet. Auch die Verhältnisse im Rumpfe der Anneliden (und Wirbelthiere) bilden sich im Anschluss an diese primären Verhältnisse der Trochophora aus, sie sind trotz der viel höheren Ausbildungsstufe auf dieselbe typische Anordnung zurückzuführen.

Bei Erörterung der Mesodermgebilde müssen wir auch auf die Geschlechtsorgane Rücksicht nehmen.

Die Ableitung der Geschlechtsproducte vom Mesoderm wird wohl für alle Bilaterien giltig sein. Ich glaube diese Ansicht wenigstens durch meine Beobachtungen an *Pedicellina* und *Polygordius* weiter gestützt zu haben und ich habe es auch versucht, durch die Histiogenese diese Ansicht theoretisch zu begründen. Die specielle Vergleichung der Geschlechtsorgane bei den verschiedenen Trochophoraformen bietet aber die grössten Schwierigkeiten, da nur die Rotatorien auf einer annähernd niedrigen Entwicklungsstufe verharren, die Trochophora der Anneliden und Mollusken aber nur eine vorübergehende Larvenform ist.

Es müssen zwar auch in der Larve Theile existiren, die den Geschlechtsorganen der Rotatorien entsprechen; ich will nur auf die Mesodermstreifen hindeuten. Ein näheres Eingehen auf diese höchst schwierigen Fragen würde aber bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse zu allzu hypothetischen Betrachtungen führen. — Ich will nur hervorheben, dass die Geschlechtsdrüsen jedenfalls ursprünglich symmetrisch, in doppelter Zahl vorhanden waren; bei den Rotatorien ist durch einseitige Rückbildung nur eine einfache Geschlechtsdrüse zur Ausbildung gekommen.

Folgende Thatsache wird vielleicht späterhin als Grundlage einer theoretischen Vergleichung dienen können.

Bei den Rotatorien (und auch bei anderen Formen mit primärer Leibeshöhle) finden sich geschlossene Geschlechtsdrüsen, in deren Höhlung die Geschlechtsproducte fallen. Bei den Anneliden, wo unter Rückbildung der primären Leibeshöhle der Trochophora eine secundäre Leibeshöhle im Mesoderm entsteht, bilden sich die Geschlechtsproducte unmittelbar an der Wandung dieser Leibeshöhle und gelangen bei ihrer Reife direct in dieselbe. Die secundäre Leibeshöhle verhält sich wie die Höhle der Geschlechtsdrüse der niedrigeren Formen.

F. Entwicklungsgeschichte der Trochophora.

Die Annelidenlarve, Molluskenlarve und Rotatorie liessen sich auf eine gemeinschaftliche Grundform, die Trochophora,

zurückführen. Es ist dies durch die Abstammung dieser drei Gruppen von einer gemeinschaftlichen Urform zu erklären; wir wollen diese phylogenetische Stammform als *Trochozoon* bezeichnen.

Wir werden erwarten, dass die Entwicklungsgeschichte der Rotatorien, Mollusken und Anneliden bis zu dem Stadium der Trochophora in den wesentlichen Punkten eine grosse Uebereinstimmung zeigen müsse, wenn auch für jede Gruppe besondere charakteristische Bildungen auftreten. Wir wollen hier die wesentlichsten Punkte aufzählen, welche wir für allgemeine Eigenthümlichkeiten der Trochophora-Entwicklung halten müssen; inwieweit die weitere Entwicklung in den drei Gruppen auseinandergeht und zu verschiedenen Endformen führt, wollen wir späterhin aneinandersetzen.

Die polare Differenzirung der Eizelle, der Furchungsstadien, und der Blastula halte ich für eine gemeinsame Eigenthümlichkeit aller Metazoen.

Bei den Bilaterien wird die Blastula einen bilateral symmetrischen Bau zeigen.

Nachdem die Einstülpung der vegetativen Hälfte der Blastula in die animale erfolgt ist, tritt die Schliessung des Gastrulamundes ein.

Die Schliessung des Gastrula-Mundes erfolgt, wie ich vermute, bei allen Bilaterien durch Verwachsen der Mundränder längs der Medianlinie, bei den Rotatorien und Mollusken wird wie bei den Anneliden der Schliessungsspalt, Gastrularaphe, der späteren Bauchseite entsprechen.

An dem hinteren Rande des Gastrulamundes liegen zwei Zellen, in der Medianebene einander berührend, die eine nähere Verwandtschaft zum Entoderm als zum Ectoderm zeigen; es sind dies die Urzellen des Mesoderms, die bei der Schliessung des Gastrulamundes durch Umwachsung zwischen die beiden anderen Keimblätter gelangen.

Das Vorderende des Gastrulaspaltes entspricht genau der Stelle, wo der secundäre Mund entsteht. — Die Gastrularaphe entspricht demnach der Linie, welche zwischen dem secundären Munde und den am Hinterende des Bauches, dicht vor dem After, gelegenen Urzellen des Mesoderms gezogen wird.

Der Vorderdarm entsteht durch Einstülpung vom Ectoderm aus; etwas später bildet sich der Hinterdarm ebenfalls vom Ectoderm.

Die Urzellen des Mesoderms liefern durch Vermehrung zwei Mesodermstreifen, welche in den Seiten des Körpers, etwas der Bauchseite genähert, und stets dicht am Ectoderm gelegen sind.¹⁾ Sie erstrecken sich bis in das Vorderende des Körpers und sind am Hinterende durch die zwei grossen Urzellen des Mesoderms abgeschlossen, die noch ihre ursprüngliche Lage beibehalten haben. Da diese Bildung schon sehr frühzeitig auftritt, so werden wir erwarten, diese charakteristisch gebauten Mesodermstreifen, wie sie der Trochophora der Anneliden zukommen, auch bei der Entwicklung der anderen Trochophoraformen zu finden.

Die Mesodermstreifen beginnen sich von vorne angefangen zu differenzieren und liefern die Muskeln des Oesophagus, die ventralen und dorsalen Längsmuskeln und den in der Seitenlinie gelegenen Excretionscanal.

Durch Abhebung des Entoderms von den anderen zwei Blättern entsteht die primäre Leibeshöhle.

Die Uebereinstimmung in der Entwicklungsweise des Apparates der oralen Wimperkränze haben wir schon hervorgehoben.

Die Scheitelplatte, der ursprünglichste Theil des Centralnervensystems aller Bilaterien (mit Ausnahme der Echinodermen), entsteht als eine Ectodermverdickung, welche genau am Vorderende des Körpers, bei der Trochophora in der Mitte des vom Flimmerapparate abgegrenzten Scheitelfeldes liegt.

Die Organisation der Trochophora von *Polygordius* wirft ein Licht auf die phylogenetische Entstehung der Scheitelplatte.

Die Ectodermzellen der vorderen Körperhälfte sind durch ein reich verästeltes Nervennetz in Beziehung zu einander gesetzt. Diese Nervenverästelungen streben aber einer besonders ausgezeichneten centralen Ectodermpartie zu. Wodurch ist diese Ectodermpartie, die Scheitelplatte nämlich, vor den anderen Ectodermregionen ausgezeichnet? — Die Scheitelplatte, welche das Vorderende des Körpers einnimmt, trägt die Sinnesorgane der Larve. — Die Scheitelplatte ist von einer Anhäufung von Ectodermzellen gebildet, welche zum Theil direct in besonders differenzirte Sinnesorgane umgewandelt sind, zum Theil aber eine sensitive Platte bilden, die zu jenen Sinnesorganen unzweifelhaft in physiologischer Beziehung steht. Die Scheitelplatte ist demnach als eine Sinnes-

¹⁾ Rabl, der zuerst auf die Wichtigkeit der Urzellen des Mesoderms hinwies (Ontogenie der Malermuschel), stellte auch ein ursprünglich aus zwei streifenförmigen Anlagen bestehendes Mesoderm, als charakteristisch für alle Bilaterien auf.

platte aufzufassen. in welcher die Sinnesfähigkeiten des Ectoderms besonders centralisirt sind.

Wie werden wir uns die phylogenetische Entstehung dieser Sinnesplatte vorstellen? — Durch Theilung der Arbeit ist zuerst eine bestimmte Ectodermstelle zu höherer Sinnesthätigkeit gelangt als die anderen Theile des Ectoderms. Weiterhin kam es in der phylogenetischen Entwicklung zur Ausbildung von Sinnesorganen an dieser Ectodermplatte. — Es war hiemit eine Sinnesplatte entstanden.

Durch die Ausbildung einer bestimmten Ectodermstelle zu einer Sinnesplatte ist nun entweder in einem schon vorhandenen Nervenetz, das die Ectodermzellen des Körpers in wechselseitige Beziehung setzte („Beziehungsapparat“), eine Centralisirung nach jenem Punkte hin eingetreten, oder aber es ist erst von dieser Sinnesplatte aus der Apparat der peripherischen Nerven entstanden.

Jedenfalls ist aber die Entstehung des ältesten Theiles des Centralnervensystems der Bilaterien (mit Ausschluss der Echinodermen) auf die Ausbildung einer Sinnesplatte zurückzuführen.

Die Innervirung der Muskeln von der Sinnesplatte aus scheint mir erst secundär entstanden zu sein. — Die phylogenetische Entstehung des Muskelapparates und Nervensystems durch Differenzirung von Neuromuskelzellen, wie dieselbe in der von Kleinenberg¹⁾ aufgestellten und von Häckel energisch vertretenen Theorie gelehrt wird, findet in den Vorgängen der Ontogenie der Bilaterien nicht die geringste Stütze. Aber auch für den engeren Kreis der Cölenteraten ist diese Theorie nicht zutreffend, wie neuerdings von Claus²⁾ und von Oscar und Richard Hertwig³⁾ erörtert wurde.

IV. Capitel. System der Bilaterien.

Auf Basis der specielleren Erörterungen, die in den vorhergehenden Capiteln ihren Platz gefunden, wollen wir zu einer vergleichenden Betrachtung der einzelnen Classen der Bilaterien

¹⁾ Kleinenberg, Hydra. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872.

²⁾ Claus, Studien über Polypen und Quallen der Adria, Denkschriften der Akad. d. Wissensch. Wien 1877; ferner Claus, Halistemma tergestinum etc., Wien 1878, Separatabdruck aus den Arbeiten des Zoolog. Instituts zu Wien.

³⁾ Oscar Hertwig und Richard Hertwig, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen, Leipzig 1878.

in Bezug auf ihren Bau, ihre Entwicklung und ihre phylogenetischen Beziehungen übergehen.

Vorerst wollen wir uns aber über die Stellung der Bilaterien zu den anderen Metazoen orientiren.

Die Bilaterien zeichnen sich stets durch den Besitz dreier Keimblätter aus. Das mittlere Keimblatt derselben ist eine Bildung von ganz charakteristischer Bedeutung, wie zuerst Rabl hervorgehoben hat, der die Entwicklung des Mesoderms der Bilaterien aus zwei bilateral angeordneten Ur-Mesodermzellen als den ursprünglichen Typus der Mesodermbildung bei den Bilaterien aufstellte.

Die Mesodermgebilde der Nesselthiere (Cölenteraten) sind jenen der Bilaterien nicht homolog. Doch ist auch das Mesoderm der Spongien jenem der Nesselthiere nicht homolog, und es ist die Trennung dieser beiden, in jüngster Zeit meist vereinigten Gruppen schon aus diesem Grunde unabweislich.¹⁾

Bei den Nesselthieren (Cölenteraten) ist nicht immer eine Mesodermsschichte²⁾ vorhanden. Die niedrigsten Cölenteratenformen (Hydroidea) sind vielmehr nur zweischichtige Thiere. — Durch Differenzirung vom Ectoderm aus entsteht nun (innerhalb der Classe der Cölenteraten) ein Mesodermgewebe, das theils als Muskelgewebe, theils als Stützgewebe fungirt. Geschlechtsproducte entstehen bei den Cölenteraten niemals auf Kosten dieses Mesoderms.

Das Mesodermgewebe der Spongien scheint stets die Geschlechtsproducte zu liefern. Es ist aber zweifelhaft, ob dieses Mesoderm als besondere Körperschichte oder nur als tieferes Stratum des Ectoderms aufzufassen ist.

Das Mesoderm der Bilaterien ist von so charakteristischer Entwicklungsweise, dass es als eine besondere, nur dieser Gruppe zukommende Bildung zu betrachten ist.

Die Bilaterien haben demnach mit den übrigen Metazoen nur das Gastrulastadium gemeinsam und gehen von der Bildung des Mesoderms an ihre besonderen Wege der Entwicklung.

Ich bin zu der Ansicht gekommen, dass auch die Echinodermen von derselben gemeinschaftlichen Urform abstammen, wie

¹⁾ Neuerdings hat Bütschli dieselbe Ansicht geäußert (Beiträge zur Kenntniss der Flagellaten und einiger verwandten Organismen, Zeitschr. f. wiss. Zool. XXX. Bd.).

²⁾ Man kann — wie Haeckel hervorgehoben hat — nur dort von einem Mesoderm reden, wo es als eine besondere Zellschichte sich gesondert hat.

die anderen Bilaterien, und dass sie daher, wenn sie auch allen anderen Classen der Bilaterien gegenüberzustellen sind, dennoch dieser Abtheilung der Metazoen untergeordnet werden müssen.

Wir wollen, indem wir zu der speciellern Betrachtung der Bilaterien übergehen, mit der Erörterung der Echinodermen beginnen.

Echinodermen.

Die Mesodermbildung der Echinodermen geht zwar von einer ähnlichen Stelle der Keimblase aus, wie die Sonderung der Mesoderm-Orzellen bei anderen Bilaterien, aber es ist bisher noch nicht die bilaterale Anordnung des Mesodermkeims der Echinodermen beobachtet. Es muss dieser Punkt noch bei künftigen Untersuchungen geprüft werden.

Die weitere Entwicklung der Echinodermen führt zu einer streng bilateral symmetrischen Larvenform, die in ihrem Baue die unzweifelhaftesten Beziehungen zu den anderen Bilaterien zeigt.

Von Huxley¹⁾ wurde der Versuch gemacht, die Echinodermenlarve und die Trochophoraform der Annelidenlarve auf dieselbe Grundform zurückzuführen. Seiner Anschauung schliesst sich Gegenbaur²⁾ an und neuerdings hat Ray-Lankester³⁾ diese Theorie noch weiter ausgebaut.

Auf Basis unserer jetzigen genaueren Kenntniss der Trochophoraform wollen wir den Vergleich der Echinodermenlarve mit derselben genauer prüfen.

So wie wir für die Annelidenlarven einen ursprünglichen Typus auffinden konnten, von welchem alle abweichenden Annelidenlarven abzuleiten sind, so können wir auch bei den Echinodermen durch Vergleichung den ursprünglichsten Typus, von welchem alle anderen Larvenformen der Echinodermen abzuleiten sind, auffinden. Ich halte die Pluteuslarve für jenen ursprünglichsten Typus.

Es wird aber für die morphologische Betrachtung zweckmässiger sein, uns die reducirte, einfacher gebaute Auricularia vor Augen zu halten.

Der Darmcanal der Echinodermenlarve stimmt mit jenem der Trochophora vollkommen überein. Er besteht aus drei Abtheilungen: Vorderdarm, Mitteldarm und Hinterdarm. Der Vor-

¹⁾ Huxley l. c.

²⁾ Gegenbaur, Grundzüge der vergleichenden Anatomie.

³⁾ Ray-Lankester, Notes on Embryology and Classification. Quarterl. Journ. of Mic. Scienc. 1877.

derdarm ist, wie bei der Trochophora, vom Ectoderm aus gebildet. Die Mundöffnung liegt an der ventralen Körperseite vom Vorderende des Körpers ziemlich entfernt.

Der Vorderdarm ist etwas nach vorne gerichtet und scharf gegen den nach hinten verlaufenden Mitteldarm abgesetzt. An diesen schliesst sich der Hinterdarm, welcher mit der nahe am hinteren Körperpole gelegenen Afteröffnung nach aussen mündet. Es ist zu vermuthen, dass auch der Hinterdarm vom Ectoderm abzuleiten sei.

Der Darmcanal stimmt demnach mit dem der Trochophora auffallend überein.

Andere Organe aber, deren Ausbildung für die Trochophora charakteristisch ist, fehlen der Echinodermlarve gänzlich. Es sind dies vor Allem die Scheitelplatte und die Excretionsorgane. — Auch die Vergleichung des Apparates der oralen Wimperkränze der Trochophora mit der rücklaufenden Wimperschnur der Echinodermlarve scheint mir nicht stichhältig zu sein, obzwar gerade dieser Vergleich den wesentlichsten Punkt der von Huxley aufgestellten und von Gegenbaur und Ray-Lankester vertretenen Theorie bildet.

Der Flimmerapparat der Trochophora ist auf eine von zwei Geisselreihen begleitete adorale Wimperrinne zurückzuführen, die eine ganz charakteristische Lage und eine charakteristische Anordnung der Zellen zeigt.

Die Huxley-Gegenbaur'sche Ableitung dieses Wimperapparates von der rücklaufenden Wimperschnur ist wohl nicht direct widerlegbar, sie erscheint mir aber unwahrscheinlich.¹⁾

Von Scheitelplatte und Excretionscanälen, welche nicht nur für die Trochophora, sondern auch für alle übrigen Bilaterien typische Organe sind, finden wir bei den Echinodermlarven keine Spur. Es müssen deshalb die Echinodermen allen anderen Bilaterien gegenübergestellt werden. In Betreff der Mesodermbildung und in Bezug auf den charakteristisch gebauten Darmcanal scheint die Echinodermlarve aber mit den niedrigen Bilaterien (Trochophoralarve) übereinzustimmen. Wir werden sie demnach mit den übrigen Bilaterien von einer gemeinschaftlichen

¹⁾ Ich will hier hervorheben, dass die Darstellung von Claparède und Metschnikoff (l. c.), nach welcher der postorale Flimmerkranz von Nephys allmählich an das Hinterende der Larve rücken soll, ohne Zweifel unrichtig ist (wie die Vergleichung mit der Polygordiuslarve beweist).

Stammform ableiten, die schon jenen charakteristischen Darmcanal besass.

Die Echinodermen nahmen von jener gemeinschaftlichen Stammform aus ihre besondere Richtung, es treten in ihrer weiteren Entwicklung ganz besondere Organe auf. Die Stammeltern der anderen Bilaterien aber sind durch die Ausbildung der Scheitelplatte und der Excretionscanäle charakterisirt.

Die weitere Entwicklung der Echinodermen ist durch die vom Entoderm ausgehende Bildung des vasoperitonealen Apparates und ferner durch die Umbildung der bilateralen in eine scheinbar radiäre Körperform ausgezeichnet.

Wir wollen hier nicht noch weiter auf die Ausbildung der Organsysteme eingehen. Die Umbildung der Körperform aber, welche die Echinodermenlarve erfährt, müssen wir noch näher erörtern und in ihrer phylogenetischen Bedeutung zu erklären suchen.

Die Crinoideen galten schon früher, namentlich vom paläontologischen Standpunkte aus, für die ältesten Echinodermen.

Es ist nun, nachdem neuerdings, besonders durch die schönen Untersuchungen Ludwig's,¹⁾ ihre Organisation genauer bekannt geworden ist, kaum mehr zweifelhaft, dass wir die Crinoideen und zwar die festsitzenden Formen derselben als die ältesten und ursprünglichsten der jetzt lebenden Echinodermen anzusehen haben. Es sind alle Echinodermen von einer crinoidenartigen, festsitzenden Stammform abzuleiten.

Die Stammeltern der Echinodermen aber haben eben durch die Festsetzung die scheinbar radiäre Ausbildung der Körperform erworben.

Wir können es bei vielen bilateral symmetrisch gebauten Thieren beobachten, dass die Festsetzung zu einer scheinbar radiären Umbildung der bilateralen Körperform führt, welche Umbildung vom freien Körperende ihren Ausgang nimmt.

Diese Erscheinung ist leicht daraus zu erklären²⁾, dass das festsitzende Thier, welches nach allen Seiten hin gleichen Bedingungen in Bezug auf die äusseren Einflüsse und das Erhaschen der Nahrung Rechnung tragen muss, die beschränkte Beweglichkeit durch allseitig gleichmässige Ausbildung äusserer Organe ersetzt.

¹⁾ H. Ludwig, Beiträge zur Anatomie der Crinoideen, Zeitschrift für wiss. Zool. Bd. XXVIII. und Zur Anatomie des Rhizoerinus lofotensis, Zeitschrift für wiss. Zool. Bd. XXIX.

²⁾ Vergl. Bergmann und Leuckart, Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreichs. Stuttgart 1852, pag. 394.

Diese Anpassung an die durch die Festsetzung bedingte Lebensweise finden wir z. B. bei den Bryozoen, bei festsitzenden Anneliden und festsitzenden Rotatorien. Eine neuerdings von Moseley beschriebene Ascidienart, *Octacnemus bythius*, zeigt dieselbe Erscheinung in ausgeprägter Weise. Auch bei den festsitzenden Infusorien können wir Ähnliches beobachten.

Wenn wir uns auch keine bestimmtere Vorstellung über jene phylogenetischen Stadien der Echinodermen machen können, welche sich an die Festsetzung angepasst und die pseudoradiäre Körperform erworben haben, so wird doch durch die Anwendung dieser physiologisch wohlbegründeten Theorie die Ontogenie der Echinodermen, wie wir dieselbe vor unseren Augen ablaufen sehen, in ihren allgemeinen Zügen eine Erklärung finden.

Bei den Echinodermen hat die pseudoradiäre Umbildung, die wohl ursprünglich nur die peripherischen Organe betraf, schliesslich auf die meisten Organe sich erstreckt und den gesamten Körperbau tief beeinflusst.

In manchen Fällen sehen wir bei festsitzenden Thieren die Umbildung des vorderen Körperendes von der bilateralen zur pseudoradiären Form auf Kosten der einen Körperseite erfolgen, während die andere einer Rückbildung unterliegt, also durch eine asymmetrische Entwicklung. Ein gutes Beispiel hiefür bietet der Tentakelapparat von *Spirographis*.

Vielleicht liegt bei den Echinodermen ein ähnliches Verhalten vor, denn in der Ontogenie derselben sehen wir die Umbildung der bilateralen zur pseudoradiären Form meist durch asymmetrische Entwicklung erfolgen.

Ich will nochmals die Hauptpunkte dieser Erörterung über die Echinodermen hervorheben:

1. Die Echinodermen sind den Bilaterien unterzuordnen.
2. Die Verwandtschaft der Echinodermen mit den anderen Bilaterien ist auf jene gemeinschaftliche Stammform zurückzuführen, welche die bilaterale Körperform, die charakteristische Mesodermbildung und die drei Darmabschnitte besass. In der weiteren Entwicklung zeigen die Echinodermen typische Abweichung von den anderen Bilaterien.
3. Die Echinodermen sind auf eine festsitzende Stammform zurückzuführen.
4. Die pseudoradiäre Körperform ist durch Anpassung an die durch Festsetzung bedingte Lebensweise erworben worden.

Die Theorie Häckel's, welcher die Echinodermen von einer

knospenden, annelidenähnlichen Form ableiten will, wird durch die Entwicklung des vasoperitonealen Apparates widerlegt.

Die Theorie von Agassiz und Metschnikoff, welche die Echinodermen auf die Ctenophoren zurückführen wollen, vernachlässigt die Grundform der Echinodermenlarve und ist daher ebenfalls zurückzuweisen.

Trochozoon.

Wir hatten bei Erörterung der Trochophora die ontogenetische Form, auf welche sich die Annelidenlarven, Molluskenlarven und Rotatorien zurückführen lassen, von einer phylogenetischen Stammform, aus welcher sich diese Thiergruppen entwickelten, abgeleitet. Wir haben diese Stammform als Trochozoon bezeichnet.

Die Rotatorien stehen in ihrer Organisation jener Stammform, dem Trochozoon, noch sehr nahe. Aber auch die anderen niederen ungegliederten Würmer lassen sich in ihrem Bau und ihrer Entwicklung auf wesentlich dieselbe Grundform zurückführen. Es ist nun bei jenen Formen, die in ihrer Entwicklung den Apparat der oralen Wimperkränze nicht zeigen (Gastrotrichen, Nematoden), die Abstammung vom Trochozoon nicht mit Sicherheit zu beweisen, wohl aber ist die nahe Verwandtschaft mit demselben aus der grossen Uebereinstimmung des Baues und der Lagerung der Organe zu ersehen. Man könnte jene niedrig organisirten, ungegliederten Formen, die in unzweifelhaft naher Verwandtschaftsbeziehung zu einander stehen, als Urwürmer oder *Vermes archicoelomata* bezeichnen, da sie noch die primitive Leibeshöhle besitzen.

Die Platoden schliessen sich in ihrer Organisation an diese niedrigsten Formen der Würmer an, wenn sie auch in mancher Beziehung complicirtere Differenzirungen zeigen. Da bei ihnen die Leibeshöhle meist rückgebildet ist, möchte ich sie als *Vermes acoelomata* der ersten Gruppe gegenüberstellen.¹⁾

Die Nemertinen und Bryozoen, deren Verwandtschaftsbeziehungen zu den anderen Classen der Bilaterien noch nicht klargelegt sind, mag man immerhin noch provisorisch der Gruppe der Vermes einreihen.

Die Mollusken, deren Abstammung vom Trochozoon nicht zu bezweifeln ist, werden bei ihrem scharf ausgeprägten Cha-

¹⁾ Wir finden wohl bei vielen Platoden noch Reste der Leibeshöhle vor, doch ist eine Rückbildung der Leibeshöhle für diese Gruppe immerhin charakteristisch.

rakter immer den Rang einer gesonderten Gruppe behaupten. Die Brachiopoden, deren Stellung zwar noch nicht gesichert ist, mögen vorläufig als Molluskoiden eine Anhangsgruppe der Mollusken bilden.

Die Anneliden müssen aus demselben Grunde, der für die Mollusken geltend gemacht wurde, von den Würmern getrennt werden und als selbstständiger Typus gelten.

Wir werden weiterhin erörtern, dass die Arthropoden und die Wirbelthiere mit den Anneliden von einer gemeinschaftlichen gegliederten Urform abzuleiten seien. Es stammen daher auch diese Gruppen vom Trochozoon ab, welches also als die Stammform aller Bilaterien, mit Ausnahme der Echinodermen, zu betrachten ist.¹⁾

Rotatorien.

Die Rotatorien stehen unzweifelhaft der uralten Stammform, die wir als Trochozoon bezeichneten, in ihrer Gesamtorganisation noch sehr nahe.²⁾

Die Eigenthümlichkeiten ihrer Körperform — die äussere Gliederung, der fussförmige Schwanzanhang, der zurückziehbare Vorderkörper — sind keine durchgreifenden Merkmale der Rotatorien, und manche Rotatoriengattungen weichen in der äusseren Körperform nicht wesentlich von den Trochozoon ab (*Trochosphaera aequatorialis*, *Microdon clavus*).

In Bezug auf die innere Organisation zeigen die Rotatorien mancherlei charakteristische Bildungen, durch welche sie von der Urform, dem Trochozoon, abweichen.

Das obere Schlundganglion findet sich stets vom Ectoderm gesondert im Inneren der Leibeshöhle. Im Vorderdarm hat sich ein mit einem Zahnapparat versehener Kaumagen differenzirt; auch gewisse Anhangsdrüsen des Darmes („Speicheldrüsen“) sind für die Rotatorien charakteristisch. Der Erectionsapparat mündet mit dem Hinterdarm gemeinschaftlich in eine Cloake. Die Gattung *Seison* zeigt vielleicht hierin noch ein ursprünglicheres Verhalten. Dieser unzweifelhaft zu den Rotatorien gehörigen Form fehlt die

¹⁾ Semper (l. c.) kommt zu einem ähnlichen Schlusse; doch gilt ihm die *Trochosphaera* nur als eine Keimblase, an welcher durch innere Knospung der Keimstreif entsteht. Meine Ableitung ist daher von der Semper'schen wesentlich verschieden.

²⁾ Vergl. Huxley l. c., Ray-Lankester l. c., Bütschli, Untersuchungen über freileb. Nematoden, Semper l. c., u. a.

Cloake, und die Excretionscanäle scheinen an der Bauchseite zu münden.¹⁾

Cephalotricha.

Die Gastrotrichen werden wohl am besten mit den Echinoderen, nach dem Vorschlage Bütschli's zur Classe der Cephalotrichen vereinigt.

Die Verwandtschaftsbeziehungen der Gastrotrichen sind neuerdings mehrfach erörtert worden. In ihrem Bau ist derselbe Grundtypus ausgeprägt, wie bei den Rotatorien. Nach unseren jetzigen Kenntnissen von dem Bau der Ichthydinen müssen wir diese Gruppe für ursprünglicher und tiefer stehend halten, als die der Rotatorien, namentlich mit Rücksicht auf die niedere Ausbildungsstufe ihrer Muskulatur.

Obwohl in der Entwicklung der Ichthydinen kein Velum nachgewiesen ist, so ist es doch sehr wahrscheinlich, dass auch diese Gruppe und mithin die gesammten Cephalotrichen vom Trochozoon abzuleiten seien.

Nematoden.

Die unzweifelhaft nahe Verwandtschaft der Nematoden zu den Urwürmern oder Rotatorien ergibt sich am besten aus der

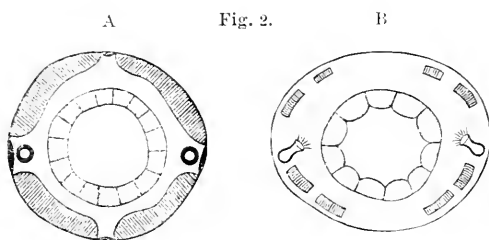


Fig. 2.

Schematische Querschnitte.

A Eines Nematoden. B Einer Rotatorie.

Vergleichung des Körperquerschnittes. Wir sehen hier dieselbe Anordnung der Muskulatur und der Excretionscanäle. Dem Mitteldarm der Nematoden fehlt die Muskelschichte. Die Leibeshöhle ist demnach als primäre Leibeshöhle zu bezeichnen.

Wir wollen nun einige Eigenthümlichkeiten der Nematoden hervorheben, durch welche sie von der Urform der Würmer, dem Trochozoon, am auffallendsten abweichen.

Die Flimmercilien, welche bei dem Trochozoon den Epithelien des Ectoderms und Entoderms, sowie den Zellen der Excretionscanäle zukamen, sind bei den Nematoden gänzlich rückgebildet.

¹⁾ Claus, Ueber die Organisation und systematische Stellung der Gattung Seison. Aus der Festschrift zur Feier des fünfundzwanzigjährigen Bestehens der k. k. zool.-bot. Gesellsch. in Wien, 1876.

Der Mangel der Flimmerbewegung ist mit einer allgemeinen Veränderung der Körperform verbunden. Die Bewegung des Thieres wird durch Schlängelung des gestreckteren Körpers vermittelt, welcher mit einer weiter ausgebildeten Muskulatur und mit einer als elastische Stütze dienenden Cuticula versehen ist. Den Excretionscanälen fehlen mit den Flimmercilien auch die in die Leibeshöhle mündenden Flimmertrichter.

Eine weitere Eigenthümlichkeit der Nematoden bildet die Lageveränderung des Mundes und des Kopfganglions. Die Mundöffnung, die morphologisch der Bauchseite angehört, rückt secundär an das Vorderende, während die Scheitelfläche auf den Rücken umbiegt.

Ein ähnliches Verhalten finden wir beispielsweise auch bei Gephyreen (*Echiurus*).

Mit der Lageveränderung der Mundöffnung steht die Lageveränderung der Scheitelplatte und des oberen Schlundganglions im Zusammenhang. Die Scheitelplatte liegt ursprünglich, wie bei den Trochophoralarven, am Vorderende des Körpers und erst secundär rückt das Kopfganglion an der Rückenfläche des Darmes weit nach rückwärts.¹⁾

Wir kommen nun zur Frage, ob wir berechtigt sind, die Nematoden vom Trochozoon abzuleiten. Da Flimmercilien den Nematoden auch in der Entwicklungsgeschichte gänzlich fehlen, so können wir auch jene morphologisch wichtigen oralen Flimmerkränze bei denselben nicht finden. Die allgemeine Uebereinstimmung im Grundtypus des Körperbaues, mithin die nahe Verwandtschaft mit dem Trochozoon, ist aber im Uebrigen nicht zu verkennen. Es wird daher die Ableitung der Nematoden von jener uralten, so einfach organisirten Stammform, als theoretisch begründet angenommen werden können.

Die Echinorhynchen, deren Verwandtschaftsbeziehungen noch sehr unklar sind, mögen nach wie vor mit den Nematoden als Nemathelminthen vereinigt bleiben.

Vermes acœlomata (Platoden).

Die Platoden erscheinen durch die Uebereinstimmung der Organisationsverhältnisse, namentlich der complicirten Geschlechts-

¹⁾ Ganin, Ueber die Entwicklung von *Pelodera teres*, in dem Protokolle der Sitzung der Sect. f. Zool. u. vergl. Anat. d. V. Versammlung russischer Naturforscher u. Aerzte in Warschau 1876, mitgetheilt von Prof. Hoyer in d. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXVIII. Bd., III. Heft.

organe, in allen ihren Unterordnungen als eine wohlbegründete, natürliche Gruppe. Nur die Nemertinen, die bis in die jüngste Zeit dieser Gruppe untergeordnet wurden, möchten wir, nach dem Vorgange Sempers aus dieser Gruppe ausscheiden. Es sind wohl vielfach Uebergänge zwischen Rhabdocölen und Nemertinen hervorgehoben worden¹⁾, doch bleibt die Verwandtschaft immer noch sehr zweifelhaft.

Als die ursprünglichsten Formen unter den Platoden sind die Turbellarien und unter diesen wieder die Rhabdocölen zu betrachten. Wir können, wenn wir die Verwandtschaftsverhältnisse der Platoden zu den anderen Bilaterien erörtern, uns an die Rhabdocölen als Stammgruppe der Platoden halten.

Der Bau und die Lagerung der Organe lässt sich trotz mannigfacher charakteristischer Differenzirungen auf denselben Grundtypus zurückführen, den wir bei den Archicölomaten (Rotatorien und Nematoden) voranden. Wir finden wieder das charakteristische Kopfganglion, die ventral gelegene Mundöffnung, die typische Lagerung der Excretionscanäle vor. Die bedeutendste Abweichung von dem Urtypus der Würmer besteht in dem Mangel der Leibeshöhle. Wir werden in Anbetracht dessen, dass unzweifelhaft tiefer stehende Formen eine wohl ausgebildete Leibeshöhle besitzen, und dass dieselbe bei den Larven (Trochophora) sehr frühzeitig auftritt, diesen Mangel als secundär, und durch die weitere Ausbildung der Mesodermgebilde bedingt, auffassen. Von demselben Gesichtspunkte müssen wir den Mangel der Afteröffnung, welche selbst den Ichthydinen und den Echinodermenlarven zukömmt, als Rückbildung betrachten.

Durch den Mangel der Leibeshöhle ist die für die Platoden charakteristische Umbildung des Excretionsapparates, Mangel der Flimmertrichter²⁾ und reiche Verästelung der Excretionscanäle, bedingt. In der Lagerung der Hauptstämme schliesst sich der Apparat an die ursprünglichen Verhältnisse der Urwürmer an.

Die complicirt gebauten Geschlechtsorgane sind als charakteristisch für die ganze Classe der Platoden anzusehen.

Die Rhabdocölen lassen sich demnach in den Grundzügen ihres Baues auf die Urform des Trochozoon ganz wohl zurückführen, und wenn auch in der Entwicklungsgeschichte der Platoden bisher Flimmerkränze nicht beobachtet wurden, so

¹⁾ Erst neuerdings wieder von Barrois (l. c.).

²⁾ Die bei einigen Trematodenlarven beschriebenen Flimmertrichter harren noch der Bestätigung.

ist doch anzunehmen, dass auch diese Gruppe vom Trochozoon abstamme.

Vielleicht findet sich noch in der Entwicklung mariner Turbellarien die Trochophoralarve reiner erhalten.

Nemertinen.

In der Organisation der Nemertinen wollen manche Forscher Beziehungen zu den Turbellarien (Rhabdocölen), andere zu den Anneliden finden. Es sind aber die Beziehungen noch nach keiner Seite hin klar gelegt. Ueber die etwaige Verwandtschaft mit den Anneliden, auf welche viele Organisationsverhältnisse der Nemertinen hinzuweisen scheinen, müsste namentlich die Entstehung der Metameren und die Entwicklung der seitlichen Nervenstämme Aufschluss geben. Sollten hierin die Befunde bei den Nemertinen mit den Verhältnissen der Anneliden sich in Einklang bringen lassen, dann könnte man nicht anstehen, die Nemertinen mit den Anneliden, als von derselben gegliederten Urform abstammend, zu vereinigen.

Die Larvenform der Nemertinen, das Pilidium, liesse sich leicht auf die Trochophoraform zurückführen. Auch die Metamorphose des Pilidium liesse sich auf die Metamorphose der Anneliden zurückführen. Die Faltenbildungen und das theilweise Abwerfen des Larvenleibes kann man der Bildung von embryonalen Hüllen vergleichen.

Auffallend ist nur, dass jene Ectodermverdickung des Pilidium, welche ihrer Lage nach der Scheitelpalte der Trochophora zu entsprechen scheint, bei der Metamorphose mit abgeworfen wird. Das Kopfganglion der Nemertine entsteht aus einer Ectodermverdickung, welche wohl vom Scheitelfelde aus, aber unabhängig von der primären Verdickung sich bildet.¹⁾

Bryozoen.

Die Verwandtschaft der Bryozoen mit den Bilaterien wurde sonderbarer Weise bis in die jüngste Zeit noch von mancher Seite bezweifelt. Nachdem bei den Bryozoen die charakteristische Mesodermbildung der Bilaterien beobachtet ist²⁾, kann über ihre Zugehörigkeit zu diesem Stamme kein Zweifel mehr auftauchen. Auch die bisher noch vielfach festgehaltene Lehre von der Indi-

¹⁾ Metschnikoff, Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Petersburg VII. Série, Tom. XIV., 1869.

²⁾ Hatschek, Embryonalentw. u. Knosp. der Pedicellina etc.

vidualität des Cystid und Polypid ist als ein arger Missgriff zu bezeichnen, der in die morphologische Auffassung der Bryozoen viele Verwirrung gebracht hat.

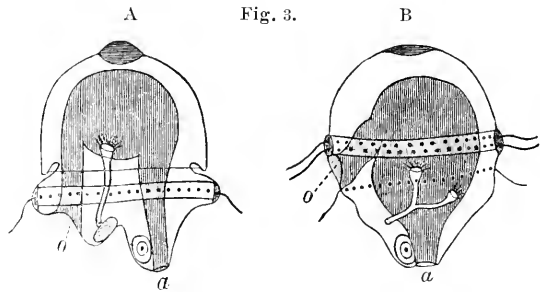
Nachdem aber durch das Studium der Entwicklungsgeschichte die freischwimmende Larve als das Prototyp des Bryozoenindividuums erkannt worden ist, kann man diese Lehre als ein für alle Mal beseitigt betrachten.

Die näheren Details der Verwandtschaft der Bryozoen mit den anderen Gruppen der Bilaterien ist aber auch jetzt noch durchaus nicht klargelegt. Wenn wir der Lösung der Frage näher kommen wollen, werden wir logischer Weise nach derjenigen Form suchen, die den Bryozoentypus auf seiner niedrigsten, ursprünglichsten Stufe zeigt.

Wir können nun als erwiesen erachten, dass die Endoprocten die älteste Gruppe der Bryozoen repräsentiren¹⁾, sie zeigen sowohl in ihrem Baue, als auch in der Stockbildung die ursprünglichsten Verhältnisse. In ihrem Baue stehen sie der typischen Bryozoenlarve näher als die anderen Ordnungen der Bryozoen. Man findet bei den Endoprocten Bryozoen die primäre Leibeshöhle, wie bei den Larven, während bei den anderen Bryozoen durch weitere Differenzirung eine vollkommene Darmfaserschichte sich gebildet hat. Es ist also der Schichtenbau des Körpers bei den Endoprocten einfacher, als bei den Ectoprocten. Ferner ist auch die Tentakelstellung der Endoprocten als die ursprünglichere aufzufassen. Dafür spricht nicht nur die Entwicklung des Tentakelapparates der Ectoprocten, sondern auch der Umstand, dass der Tentakelkranz der Endoprocten sich unmittelbar auf den Flimmerkranz der Larven zurückführen lässt, dem er seiner Lage nach vollkommen entspricht. Wir kommen bei dieser Betrachtungsweise aber auf eine noch einfachere Form des Bryozoentypus zurück. Dies ist die Bryozoenlarve selbst, denn wir finden, dass in der Larve schon die wesentlichen Charaktere des Typus ausgeprägt sind. Die Larve wird uns also gleichsam als der Urtypus der Bryozoen gelten. Wir werden daher, wenn wir nach der Verwandtschaft der Bryozoen mit den anderen Bilaterien forschen, auf die Bryozoenlarve unser Augenmerk richten, und dieselbe zunächst mit der Trochophora vergleichen. Diese Vergleichung führt allerdings noch zu keinem endgiltigen Resultate, und es

¹⁾ Vergl. Vogt, Archives de Zoologie expérimentale. Hatschek, l. c. J. Barrois, Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires, Lille 1877.

wird weiterer Untersuchungen bedürfen, um zu einem sicheren Schlusse zu gelangen. Wir finden wesentlich dieselbe innere Organisation, wie bei der Trochophora — die typische Dreitheilung des Darmcanales, primäre Leibeshöhle, die charakteristischen Excretionscanäle — wir sind aber über die Homologie der Körperseiten noch im Unklaren. Wenn wir das bekannte Ganglion der Bryozoen als Kopfganglion auffassen, und den Entstehungsort



Schematische Darstellung:
A Bryozoenlarve. B Anneliden-Trochophora.

desselben der Scheitelplatte gleichsetzen, dann stösst die Vergleichung der Bryozoenlarve (wir wollen uns hier zunächst an die am genauesten bekannte Larve von *Pedicellina* halten) mit der Trochophora auf die grössten Schwierigkeiten. Namentlich könnte man dann den Flimmerkranz der Bryozoenlarve keinem Theile des Flimmerapparates der Trochophora vergleichen; aber auch die Lagerung der anderen Organe liesse sich schwer auf den Typus der Trochophora zurückführen.

Wenn wir aber diejenige Körperseite, wo sich das Ganglion der Bryozoen entwickelt, als Bauchseite, dieses Ganglion mithin als Bauchganglion auffassen, dann ergibt sich die grösste Uebereinstimmung in der Lagerung der Organe — Mund, After, Flimmerkranz, Excretionscanäle — mit der Trochophora, wie aus dem nebenstehenden Schema zu ersehen ist.¹⁾ Eine Schwierigkeit liegt aber darin, dass wir bei dieser Auffassung die Scheitelplatte der Bryozoenlarve nicht nachweisen können. Es ist auch möglich, dass jener Ectodermwulst, den ich an anderem Orte als Homologon der Kittdrüse von *Loxosoma* gedeutet habe, als eine zum Theile modificirte Scheitelplatte zu deuten sei, da ja in der Umgebung dieses Organes zahlreiche Sinneshärchen sich finden. Solange aber die Scheitelplatte nicht mit Sicherheit nachgewiesen ist, muss unsere Auffassung noch als hypothetisch gelten. Es scheint mir aber,

¹⁾ Diese Deutung ist nicht identisch mit derjenigen von Ray-Lankester (Notes on Embryology etc.), wenn sie auch in einigen Punkten mit derselben übereinstimmt.

dass dieselbe bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse am meisten Wahrscheinlichkeit für sich habe.

Die Ableitung der Bryozoen von der Trochozoonform wird jedenfalls aufrecht erhalten werden, wenn wir auch über die Orientirung der Körperseiten der Bryozoen jetzt noch nicht im Klaren sind.

Brachiopoden.

Die Theorien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Brachiopoden unterlagen namentlich in jüngster Zeit vielfachen Wandlungen. Früher wurden die Brachiopoden allgemein zu den Mollusken gestellt, mit welchen sie in der inneren Organisation viele Uebereinstimmung zeigen. Doch entbehrte die morphologische Vergleichung der Brachiopoden und Mollusken noch der sicheren Begründung.

Nach den Untersuchungen Morse's und Kowalewsky's über die Entwicklung der Brachiopoden wurden dieselben vielfach als modificirte tubicole Anneliden betrachtet. Die äussere Aehnlichkeit der Brachiopodenlarven mit den Larven von tubicolen Anneliden ist gewiss auffallend. Man vergleiche zum Beispiel die Larve von *Argiope neapolitana* mit der Larve von *Pileolaria militaris*. Erst kürzlich wurde aber darauf hingewiesen, dass dieser Vergleich nicht stichhältig sei, so lange nicht bei den Brachiopoden wahre Metamerenbildung nachgewiesen ist.¹⁾ Die sogenannte Segmentirung der Brachiopodenlarve entspricht keineswegs einer inneren Metamerenbildung, sie ist nur auf Einschnürungen des Körpers zurückzuführen, welche durch die Bildung des Mantels und der Kittdrüse bedingt sind.²⁾

Die Ableitung der Brachiopoden von den Anneliden entbehrt also einer ausreichenden Begründung.

Viel mehr Berechtigung besitzt die Auffassung Ray-Lankester's²⁾, der die Brachiopoden zu den Mollusken stellt, die Arme derselben aber nicht, wie dies bisher geschah, vom Velum ableitet (diese ältere Deutung ist auch durch die Entwicklungsgeschichte vollkommen widerlegt), sondern den Kiemen, zunächst der Bivalven, vergleicht. — Die Auffassung Ray-Lankester's, gegen die sich nach unseren jetzigen Kenntnissen kein wesentlicher Einwand erheben lässt, hat alle Wahrscheinlichkeit für sich.

¹⁾ Semper (l. c.).

²⁾ Ray-Lankester, Remarks on the Affinities of Rhabdopleura. Quarterl. Journ. of Microsc. Scienc. Vol. XIV. 1874.

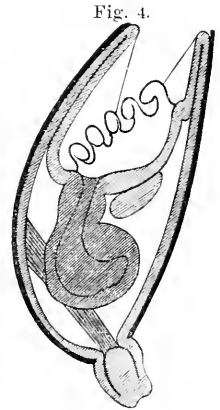
Ich will hier noch der auffallenden Aehnlichkeit der Brachiopoden und endoprocten Bryozoen Erwähnung thun. Wenn man nebenstehende schematische Darstellung einer jungen Brachiopode betrachtet, so wird man die grosse Aehnlichkeit mit einer endoprocten Bryozoe nicht übersehen können. Sogar die Fünffzahl der Tentakelpaare, die bei den endoprocten Bryozoen die ursprüngliche ist,¹⁾ finden wir hier vor.²⁾ — Wenn man den Vergleich auf die Larven ausdehnen wollte, müsste man den Mantel der Brachiopodenlarve der den Flimmerkranz tragenden Hautfalte der Bryozoenlarve vergleichen: es würde sich dann auch eine grosse Aehnlichkeit der Larven ergeben.³⁾

Die Berechtigung dieser Auffassung müssen wir aber in Zweifel ziehen. Wenn man den Tentakelapparat der Bryozoen, wie wir dies gethan haben, von dem präoralen Wimperkranz des Trochozoon ableitet, so ist eine Vergleichen desselben mit den Tentakeln der Brachiopoden nicht möglich. Es erscheint daher zweifelhaft, dass die erörterte Aehnlichkeit der Brachiopoden und Bryozoen auf wirklicher Verwandtschaft beruhe.

Der präorale Wimperkranz der Brachiopodenlarven lässt es wahrscheinlich erscheinen, dass dieselben auf die Trochophora zurückzuführen sind, dass demnach die Brachiopoden von der Trochophora abstammen. Dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse wird es am besten entsprechen, wenn wir die Brachiopoden nach dem Vorgange Ray-Lankester's zu den Mollusken ziehen, oder sie denselben als Molluscoiden anreihen.

Mollusken.

Die Einheit des Molluskenstammes wird durch die Uebereinstimmung im Bau der Larven und in der ersten Anlage der



Schematischer Längsschnitt einer jungen *Argiope Neapolitana* (nach Kowalewsky).

¹⁾ Vergl. Nitsche, Zeitschr. f. wiss. Zool., Suppl.-Bd. zum XXV. Bd.

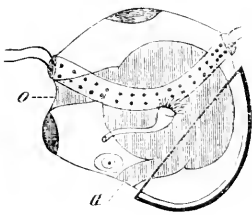
²⁾ Bei diesem Vergleiche würden die Bryozoen mit den Brachiopoden auf dieselbe Weise verglichen, wie dies von Ray-Lankester geschehen ist; nur basirt hier der Vergleich auf Betrachtung der niedrigsten Formen beider Gruppen, endoprocte Bryozoe, jugendliches Stadium von *Argiope*, während Ray-Lankester weiter differenzirte Formen: *Rhabdopleura* (die ich für keine ursprüngliche Form halte) und erwachsene *Terebratulina* zum Vergleiche herbeizieht.

³⁾ Man vergleiche auch die Erörterungen von Barrois (*Recherches sur l'embryolog. des Bryoz.* pag. 266–270).

Organe auf das schlagendste bewiesen.¹⁾ — Die Ableitung der Mollusken vom Trochozoon, die schon vielfach (von Huxley, Gegenbaur, Ray-Lankester und Anderen) hervorgehoben wurde, ist dadurch unzweifelhaft bewiesen, dass alle Molluskenlarven sich auf die Trochophoraform zurückführen lassen.

Welche Modificationen führen nun von der Trochozoonform zur Stammform der Mollusken? Die Betrachtung der typischen Molluskenlarve wird uns hierauf die beste Antwort geben. Es ist

Fig. 5.



Schema einer Molluskenlarve.

erstens die Vergrößerung der Rückenfläche des Rumpfes und die Bildung einer festen Schale an diesem Körpertheile, in welche Kopf und Bauchtheil des Thieres sich zurückziehen können, — zweitens die Ausbildung des ventralen Rumpfabschnittes zu einem contractilen Bewegungsorgane, dem Fusse — und drittens die Bildung der ventralen Ganglienmasse hervorzuheben, als Eigenthümlichkeiten, welche die Urform der Mollusken charakterisirten. Wir werden die ge-

meinschaftliche Abstammung der Mollusken von einer Urform, die beiläufig die Organisation der hier abgebildeten Larvenform besass, annehmen können, da alle Molluskenordnungen sich leicht auf diese Form zurückführen lassen.

Es ist nun noch die Frage zu erörtern, ob die Mollusken nicht auch eine nähere Verwandtschaft mit den Anneliden zeigen, die ja auch vom Trochozoon abzuleiten sind und ebenfalls einen ventralen Theil des Centralnervensystems besitzen. Ein metamerischer Bau des Rumpfes ist bei den Mollusken bisher nicht nachgewiesen, und nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse scheint es auch nicht wahrscheinlich, dass er vorhanden sei. Die eigenthümliche „Strickleiterform“ des Bauchmarks gewisser Mollusken, welche v. Ihering entdeckt hat, beweist noch durchaus nicht den metamerischen Körperbau. Keineswegs kann diese Form, wie Ihering glaubt, als beginnende innere Gliederung aufgefasst werden, denn die Gliederung nimmt, wie wir oben auseinander-gesetzt haben, von ganz anderen Organen ihren Ausgang. Man könnte aber die Anneliden und Mollusken von einem gemeinschaft-

¹⁾ Bekanntlich hat neuerdings v. Ihering den Versuch gemacht, die phylogenetische Abstammung der Mollusken, also die Auflösung dieser Gruppe, darzuthun. (Man vergl. namentlich: v. Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877.)

lichen ungegliederten Stadium ableiten, welchem schon eine ventrale Ganglienmasse eigenthümlich war. Es müsste aber erst der Nachweis hiefür in der Entwicklungsgeschichte der ventralen Ganglien der Mollusken gefunden werden.

Anneliden.

Die Abstammung der Anneliden von der Trochozoonform bietet uns für die phylogenetische Entwicklung derselben einen wichtigen Anhaltspunkt. Ueber die phylogenetischen Stadien, welche zwischen Trochozoon und Urannelid liegen, können wir uns aber bis jetzt noch keine sichere Vorstellung machen. Erst wenn die Frage nach der Bedeutung des metamerischen Baues endgiltig beantwortet sein wird, werden wir über die Phylogenie der Anneliden grössere Klarheit erlangen. Ausser der Gliederung ist es zunächst die Ausbildung der Muskelfelder (Hautmuskelschlauch) und die Bildung der secundären Leibeshöhle des Rumpfes — die Entwicklung der Rumpfniere, die im Anschluss an die Kopfniere zunächst als einfacher, die ganze Länge des Rumpfes durchziehender Excretionscanal auftritt und erst später in die Segmentalorgane zerfällt — und die Bildung des Bauchstranges, der phylogenetisch, wie ontogenetisch später sich entwickelt als das Kopfganglion (oberes Schlundganglion), welche die Urannelidenform charakterisiren.

Arthropoden.

Die monophyletische Abstammung der Arthropoden kann als eine durch die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte wohlbegründete Thatsache angesehen werden.

Die Beziehungen des Arthropodenstammes zu den Anneliden sind so klar und unzweifelhaft, dass ein verwandtschaftliches Verhältniss dieser beiden Gruppen unbedingt angenommen werden muss.

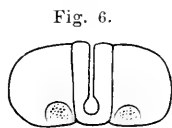
Wir haben schon oben die Uebereinstimmung in dem Typus der Gliederung hervorgehoben und erörtert, dass die weiter differenzirten Verhältnisse der Arthropoden auf die ursprünglicheren der Anneliden zurückzuführen seien.

Die Uebereinstimmung in der Gliederung würde aber nicht genügen, um die Abstammung der Arthropoden von den Anneliden zu begründen.

Bekanntlich findet sich bei den Arthropoden auch dieselbe typische Lagerung der Organe, wie bei den Anneliden. Eine wesentliche Stütze für die Ableitung der Arthropoden von den Anneliden finden wir auch in dem Bau und der Entwicklungs-

geschichte des Centralnervensystems. Das Bauchmark der Arthropoden zeigt jene charakteristische Form der Ganglienkette, welche wir in ganz ähnlicher Ausbildung schon bei den differenzirteren Annelidenformen finden.

Die grösste Uebereinstimmung zeigt sich auch in der Entwicklungsgeschichte der Ganglienkette bei Anneliden und Arthropoden. Zuerst bildet sich, unter Betheiligung einer Einstülpung, ein einfacher, continuirlich durch alle Segmente ziehender Bauchstrang und erst aus diesem entsteht durch weitere Differenzirung die Bauchganglienkette. Auf dem Querschnitte zeigt die Anlage des Bauchstrangs bei Anneliden und Arthropoden denselben charakteristischen Bau. Wir können zwei Seitenstränge und einen Mittelstrang beobachten, welcher letztere den tiefen medianen Einstülpungsspalt zeigt. Auch die ersten Längsfaserstränge des Bauchmarks haben immer dieselbe bestimmte Lagerung.¹⁾



Alle diese Verhältnisse beweisen uns, dass die Arthropoden von den Anneliden abstammen.

Wir werden erwarten, dass bei den Arthropoden die entsprechenden, wenn auch modificirten Entwicklungsstadien sich nachweisen lassen, welche den Anneliden zukommen.

Bei der zusammengezogenen directen Entwicklung der höheren Arthropoden finden wir auch wesentlich dieselben Entwicklungsprincipien, wie bei den Anneliden. Grössere Schwierigkeiten erwachsen, wenn wir die Larvenformen der niedersten Arthropoden (Crustaceen) auf die Annelidenlarven zurückzuführen versuchen.

Da Flimmerzellen bei den Arthropoden weder im ausgebildeten Zustande, noch während der individuellen Entwicklung vorkommen, so würden wir auch bei den Crustaceen vergebens nach jenen charakteristischen Flimmerapparaten der Trochophora suchen. Dagegen sind die Charaktere des Crustaceentypus schon frühzeitig entwickelt. Schon am Nauplius finden wir die chitinisirte Cuticula, und als Bewegungswerkzeuge fungiren statt der Flimmerapparate die für den Arthropodentypus charakteristischen Extremitäten.

Im Uebrigen liessen sich die Organisationsverhältnisse des Nauplius wohl mit jenen der Trochophora vergleichen. Wir finden die Scheitelplatte oder das Kopfganglion, welches die zwei pri-

¹⁾ Vergl. Hatschek, Entwicklungsgesch. d. Lepidoptern, Jenaische Zeitschr. f. Nat., 1877.

mären Augenflecken trägt. Die Lage von Mund und Afteröffnung stimmt mit dem Verhalten der Annelidenlarven überein. Die Schalendrüse scheint der Kopfniere der Trochophora zu entsprechen. Es ist kaum daran zu zweifeln, dass sich auch die Mesodermstreifen (Mesodermanlagen des Rumpfes) in ähnlicher Anordnung finden werden, wie bei den Anneliden.

Es wird noch die Frage zu erörtern sein, ob der Nauplius strenggenommen dem ungegliederten Trochophorastadium, oder vielleicht einem weiter vorgeschrittenen Stadium entspreche. — Beide Paare der Antennen gehören, nach ihrer Lage am Embryo und der Larve zu urtheilen, dem Kopfe an. Das vordere Antennenpaar entspricht wahrscheinlich den primären, am Vorderende des Körpers gelegenen Antennen der Anneliden. — Die Zugehörigkeit der Mandibeln zum Rumpfe ist wohl wahrscheinlich. Es scheint aber am Rumpfe des Nauplius noch keine Metamerenbildung vorhanden zu sein. Der Nauplius ist daher nach den bisherigen Ergebnissen der Forschung als eine ungegliederte Form zu betrachten.

Nach unserer Ansicht ist also der Nauplius durchaus nicht als eine Form zu betrachten, welche ein phylogenetisches Stadium in annähernder Aehnlichkeit reproducirt, sondern er ist durch weitgehende Modification der ursprünglichen Larvenform der Anneliden entstanden und in letzter Instanz vielleicht auf das Trochozoon zurückzuführen.

Das obere Schlundganglion der Arthropoden scheint nicht dem der Anneliden vollkommen zu entsprechen, sondern zu dem primären Theile, welcher dem Kopfganglion der Anneliden homolog ist, und beim Nauplius die primären Augen trägt, kommt mit der Entwicklung der secundären zusammengesetzten Augen ein secundärer Hirntheil hinzu.

Chordonier und Wirbelthiere.

Die Abstammung der Wirbelthiere — ihre Verwandtschaftsbeziehungen zu den niederen Bilaterien — bildet eines der schwierigsten Probleme der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte.

Man glaubte der Lösung dieser Frage um vieles näher gekommen zu sein, als Kowalewsky im Jahre 1866 durch seine berühmten Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des

Amphioxus¹⁾ und der Ascidien²⁾ die Verwandtschaftsbeziehungen dieser Thiere dargethan hatte. Man erklärte die Ascidien als Uebergangsglied zwischen den Wirbelthieren und den ungegliederten Würmern.

Weitere Untersuchungen haben die Verwandtschaft des Amphioxus und der Ascidien nur noch sicherer bewiesen. — Wie wenig aber dadurch die Verwandtschaftsbeziehungen zu den übrigen Ordnungen der Würmer klar gelegt waren, dessen schien man sich nicht bewusst zu sein. Die Beziehungen der Ascidien zu den Würmern waren eben noch durchaus nicht sicher begründet, da die morphologische Vergleichung der Ascidien mit den Würmern ganz im Unklaren lag.

Dies kam erst so recht zur Anschauung, als Dohrn (1876) die directe Verwandtschaft der Ascidien mit den Würmern ganz in Abrede stellte und die Ascidien, sowie auch den Amphioxus für rückgebildete Fische erklärte. — Dohrn ist jedenfalls in seinen Ausführungen zu weit gegangen und hat sowohl in vielen morphologischen Deutungen, als auch in der Ableitung der Chordonier von hochorganisirten Fischen über das Ziel geschossen. In folgenden wichtigen Punkten scheinen seine Ansichten aber wohlbegründet: 1. Die Chordonier haben sich durch eine zum Theil rückschreitende Entwicklung von der Stammform der Wirbelthiere ziemlich weit entfernt. 2. Die Ascidien sind von einer gegliederten Stammform abzuleiten.

Die Zusammengehörigkeit der Chordonier (Amphioxus und Ascidien) und der Wirbelthiere ist nicht anzuzweifeln; es werden dieselben auf eine gemeinschaftliche gegliederte Stammform zurückzuführen sein.

Welches sind aber die Beziehungen dieser Urform der Chordonier und Vertebraten zu den anderen Bilaterien?

Gegenbaur und Häckel, welche die Ascidien als ungegliederte Zwischenform betrachten, vergleichen das Medullarrohr der Wirbelthiere dem Kopfganglion (oberen Schlundganglion) der Würmer. Der Wolff'sche Gang wird von dem Excretionscanale der ungegliederten Wurmformen abgeleitet.

Wir wollen zur Kritik dieser Theorie später zurückkommen und uns zunächst der Erörterung jener Verhältnisse zu-

¹⁾ A. Kowalewsky, Entwicklungsgesch. der einfachen Ascidien, St. Petersburg 1866.

²⁾ A. Kowalewsky, Entwicklungsgesch. des Amphioxus lance., St. Petersburg 1866.

wenden, welche für die Verwandtschaft der Anneliden und Wirbelthiere sprechen.

Die Verwandtschaftsbeziehungen der Anneliden zu den anderen gegliederten Thieren (den Anneliden und Arthropoden), deren Begründung schon in früherer Zeit versucht worden war (Geoffroy St. Hilair, Leydig), wurden neuerdings von Dohrn¹⁾ und Semper²⁾ auf das lebhafteste vertheidigt. Ich hatte mich dieser Richtung angeschlossen und die Abstammung der Wirbelthiere und Anneliden von einer gemeinschaftlichen Stammform angenommen.³⁾ In den Details der Theorie und in den Ausführungen über die Morphologie der einzelnen Organsysteme muss ich aber den Ansichten Semper's in vielen und wesentlichen Punkten widersprechen.⁴⁾

Die Theorien, welche die Verwandtschaft der Anneliden mit den Wirbelthieren behaupten, gründen sich auf die Uebereinstimmung in der Gliederung des Körpers und in dem Bau und der Lagerung der Organe. Hiebei wird aber stets eine Umkehrung der Körperseiten vorausgesetzt, die Rückenseite der Wirbelthiere wird der Bauchseite der Anneliden verglichen. Und in der That, bei dieser Art der Vergleichung ergibt sich die grösste Uebereinstimmung in der Lagerung und dem Bau der Organe. Nur die Lage des Mundes der Anneliden und Wirbelthiere kann nicht in Uebereinstimmung gebracht werden. Dohrn hat nun die Theorie aufgestellt, dass der Mund der Wirbelthiere eine secundäre Bildung sei, wofür auch das späte Auftreten desselben in der Entwicklungsgeschichte spricht. Der primäre Mund soll in der Gegend des Hirnes seine Lage gehabt haben. Dohrn sucht ihn in der Fossa rhomboidalis nachzuweisen, auf die Hypophysis cerebri

¹⁾ Dohrn, Ursprung d. Wirbelthiere etc., Leipzig 1874.

²⁾ Semper, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere.

³⁾ Hatschek, Beiträge zur Entw. der Lepidopteren, Jenaische Zeitschr. 1877. Beitr. zur Entw. u. Morph. der Anneliden, Wiener Sitzungsberichte 1876.

⁴⁾ Ich werde an diesem Orte umsoweniger eine ausführlichere Widerlegung der Semper'schen Ansichten anstreben, da ich in den Grundprincipien der Ableitung der Wirbelthiere doch diesem Forscher folge; andererseits sind aber viele der Detailfragen durch die weiteren Untersuchungen in neue Bahnen gelenkt und daher eine speciellere Widerlegung der älteren Ansichten nicht nöthig; theilweise aber stehe ich wieder in den Grundprincipien auf einem so verschiedenen Boden (Keimblättertheorie), dass ich eine Polemik, die auf ein sehr ausgedehntes Gebiet übergreifen müsste, vermeiden will. — Ich will daher, ohne näher auf die Semper'schen Auseinandersetzungen einzugehen, meine eigenen zum Theil übereinstimmenden, zum Theil sehr abweichenden Ansichten ausführen.

deutet er nur vermuthungsweise hin. Ich suchte hierauf nachzuweisen, dass gerade die Hypophysis, als rudimentäres Organ, dem Rest des alten Annelidenmundes und Oesophagus entspreche.

Die Basis des Gehirns der Vertebraten ist von der Hypophysis durchbohrt, sowie das Centralnervensystem des Kopfes der Anneliden vom Oesophagus durchbohrt ist. Bei den Wirbelthieren hat sich aber das Hirn bei seiner weiteren Ausbildung über dem verödeten Schlund (Hypophysis) geschlossen.

Im Uebrigen ist die Uebereinstimmung im Bau und in der Entwicklung der Organe bei Anneliden und Wirbelthieren eine sehr weitgehende. Man kann die Anlage des Nervensystemes, des Blutgefäßsystems, der Muskelfelder, des Nierenapparates etc. auf denselben Typus zurückführen. Man kann eine gemeinschaftliche Stammform der Anneliden und Wirbelthiere annehmen, die etwas tiefer steht als *Polygordius*. Von der gemeinschaftlichen Stammform aus differenziren sich Anneliden und Wirbelthiere nach verschiedenen Richtungen. Bei den Anneliden zerfällt die Rumpfmere in die Segmentalorgane. Im Uebrigen mag *Polygordius*, die ursprünglichste der jetzt bekannten Annelidenformen, nicht viel von jener gemeinschaftlichen Stammform der Anneliden und Wirbelthiere abweichen.

Die Urform der Wirbelthiere weicht viel mehr von jener gemeinschaftlichen Stammform ab. Sie ist charakterisirt: durch das Auftreten eines auf Kosten des Entoderms sich entwickelnden Organes, der Chorda dorsalis, welche als Stützorgan bei den Schwimmbewegungen dient, — durch Auftreten des Wirbelthiermundes und der Kiemenspalten, — durch Verödung des primären Schlundes.

Bei der Voraussetzung, dass die Rückenseite der Wirbelthiere der Bauchseite der Anneliden homolog sei, ist demnach die Zurückführung beider Typen auf eine gemeinschaftliche Grundform denkbar. Ich habe nun auch, auf Basis der früheren Entwicklungsvorgänge, den directen Nachweis zu führen gesucht, dass der Rücken der Wirbelthiere dem Bauche der Anneliden verglichen werden müsse.

Die Gastrulaöffnung der Anneliden und Wirbelthiere (und wahrscheinlich aller Bilaterien) schliesst sich nämlich in der Medianlinie. Und zwar entspricht die Schliessungslinie bei den Wirbelthieren der Rückenseite, bei den Anneliden (und den übrigen Bilaterien) der Bauchseite. Wir müssten demnach die Identität der Rückenseite der Wirbelthiere und der Bauchseite der

Anneliden behaupten, selbst wenn wir alle übrigen in der weiteren Entwicklung auftretenden Uebereinstimmungen für blosse Analogien halten wollten.

Es wird nun unsere Aufgabe sein, die morphologische Vergleichung der Wirbelthiere und Anneliden, die Uebereinstimmung in Bau und Entwicklung der Körperform und der Organsysteme eingehender zu erörtern.

Ueber die Gliederung des Körpers haben wir uns schon in einem früheren Capitel ausgesprochen, wir wollen nun auf den Bau und die Lagerung der Organe und auf die Entwicklung derselben genauer eingehen.

a. Nervensystem und Sinnesorgane.

Die Scheitelplatte und die Anlage der Schlundcommissur der Anneliden ist, unserer Ansicht nach, dem vordersten Theile der Medullarplatten, aus welchem sich das Gehirn der Wirbelthiere entwickelt, homolog.

Bei den Wirbelthieren erreicht namentlich dieser Theil des Centralnervensystems eine viel weitere Ausbildung, als bei den Anneliden, er ist in seinem Baue am meisten von dem Verhalten der ursprünglichen Stammform entfernt, und ist daher nur in Bezug auf seine Primitivanlage mit dem entsprechenden Abschnitte des Centralnervensystems der Anneliden zu vergleichen.

Die Sinnesorgane, die mit dem Gehirn in Zusammenhang stehen, scheinen noch von jener gemeinschaftlichen Stammform ererbt zu sein. In nebenstehendem Schema ist die Lage von Geruchsorgan (Ol), Auge (Oc) und Gehörorgan (O) bei Anneliden dargestellt. Dasselbe Schema liesse sich auch auf die Wirbelthiere anwenden.

Das Nervensystem des Rumpfes entsteht bei den Anneliden, wie bei den Wirbelthieren als ein der ganzen Länge des Rumpfes nach verlaufender Strang, der vom Ectoderm aus sich entwickelt. Charakteristisch ist für die Entwicklung desselben die Einstülpung einer medianen Längsrinne. — Von dieser gemeinschaftlichen Urform aus entwickelt sich sowohl das Bauchmark der Anneliden, als das Rückenmark der Wirbelthiere. Es ist

Fig. 7.

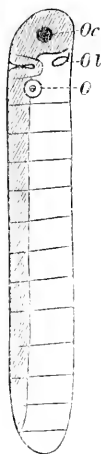
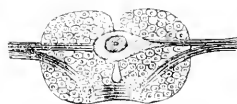


Fig. 8.



wahrscheinlich, dass auch der Faserverlauf, die Gruppierung der Ganglienmassen, die Nervenursprünge beider Thiergruppen auf einen gemeinschaftlichen Grundtypus zurückzuführen seien, welchen ich in nachstehendem Schema darzustellen versucht habe.

b. Mesodermgebilde.

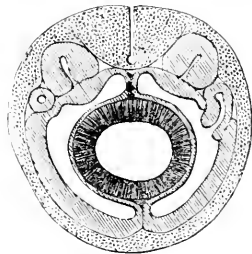
Die Differenzirung des Mesoderms zeigt bei den Anneliden und Wirbelthieren die auffallendste Uebereinstimmung.

Das Mesoderm theilt sich in eine Hautmuskelpatte und eine Darmfaserplatte, die durch die Mesenterien in einander übergehen. Die Leibeshöhle des Rumpfes besteht bei den Anneliden, wie bei den Wirbelthieren, aus zwei vollkommen getrennten (rechten und linken) Hälften.

Die Hautmuskelpatte geht weiterhin complicirte Differenzirungen ein.

Wir haben hier einen schematischen Querschnitt durch den Rumpf einer Polygordiuslarve abgebildet, an welchem wir die zu erörternden Verhältnisse gut überblicken können. Wir finden zu beiden Seiten des Bauchmarkes je eine Zellmasse, welche eine centrale Höhle einschliesst, die früher mit der Rumpfhöhle in Verbindung stand. Dieselben Verhältnisse finden sich bei den Urwirbelmassen der Wirbelthiere.

Fig. 9.



Gegen die Leibeshöhle zu sind diese Zellmassen jede von einer Zellplatte bedeckt, welche das Bildungsmaterial der Geschlechtsproducte repräsentirt. Dieselbe Lagerung zeigen die Keimwülste der Wirbelthiere.

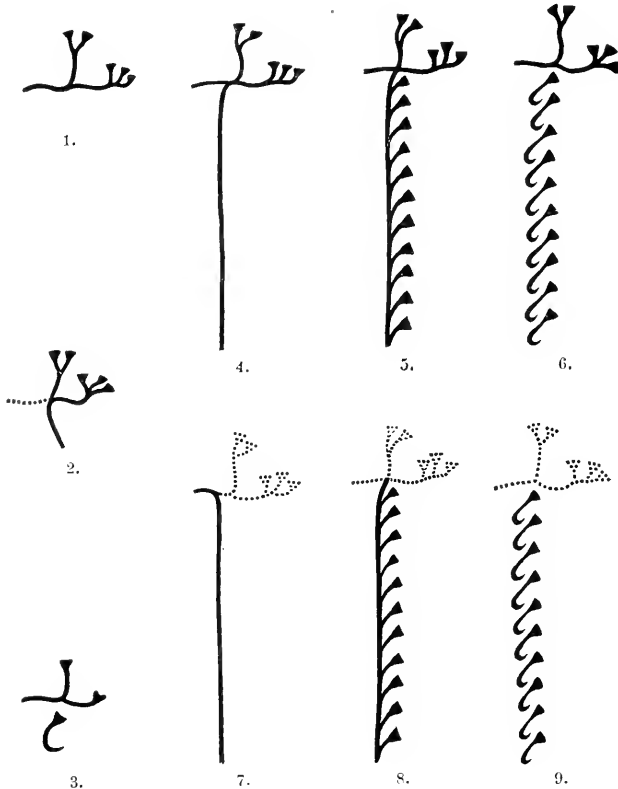
Zwischen der urwirbelähnlichen, ventralen Zellmasse und dem dorsalen Theil der Hautmuskelpatte (welcher der Seitenplatte der Wirbelthiere entspricht) liegt der Excretionsapparat (Rumpfniere). Derselbe ist bei den Anneliden, wie bei den Wirbelthieren, ursprünglich durch einen einfachen, in der Seitenlinie des Rumpfes gelegenen Excretionscanal vertreten (Wolff'scher Gang bei den Wirbelthieren). Dieser Excretionscanal wird von anderen Zellen der Hautmuskelpatte überwachsen, so dass er von der Leibeshöhle wenigstens durch ein Endothelblatt getrennt ist.¹⁾ — Mit diesem primären Excretionscanal vereinigen sich

¹⁾ Wir finden bei den Anneliden die Segmentalorgane, die secundär in die Leibeshöhle rücken, stets von einem Endothelblatt eingehüllt. Ich finde auch an den verästelten Excretionscanälen von *Bonellia* diesen Endothelüberzug.

secundär entstehende segmentale Wimpertrichter, welche mit freier Oeffnung in der Leibeshöhle beginnen.

Insoweit stimmt die Entwicklung des Nierenapparates der Anneliden und Wirbelthiere überein. Der Excretionsapparat zerfällt weiterhin bei den Anneliden in segmentale Abschnitte, die gesondert (in jedem Segmente) nach aussen münden. Bei den

Fig. 10.



Schemata des Nierenapparates.

1. 4. 5. 6. Entwicklungsstadien desselben bei *Polygordius*. 2. Rotatorien. 3. Moluskenlarve. 7. Nemertinen. 8. Urwirbelthier. 9. Chaetopoden.

Wirbelthieren aber bleibt der Excretionscanal ungetheilt und sein Hinterende tritt mit dem Darmcanal in Verbindung, um in denselben auszumünden.²⁾

²⁾ Bei *Myxine* mündet die Niere mit dem *Porus genitalis* gemeinschaftlich und unabhängig vom Darmcanal nach aussen. — Bei *Gephyreen* (*Bonellia*) finden wir eine ähnliche Ausmündung der Excretionscanäle wie bei den Wirbelthieren.

Die Entwicklungsgeschichte von *Polygordius* gibt uns den Schlüssel zum Verständniss der Morphologie und phylogenetischen Entwicklung des Nierenapparates.

Die zuerst auftretende Kopfniere (Fig. 10, 1) entspricht dem Excretionsapparate des Trochozoon.

Von dieser Kopfniere aus entwickelt sich weiterhin der Rumpfnieren canal (Fig. 10, 4) (Wolff'scher Gang bei den Wirbelthieren).

Später kommen noch die segmentalen Trichter hinzu (Fig. 10, 5).

Von diesem Stadium aus entwickelt sich einerseits der Nierenapparat der Uranneliden (Fig. 10, 6), andererseits ist der Nierenapparat der Urwirbelthiere davon ableitbar (Fig. 10, 8).

Das Blutgefässsystem der Anneliden und Wirbelthiere lässt sich leicht auf einen gemeinschaftlichen Grundtypus zurückführen, wie dies schon vielfach von den Autoren erörtert wurde.

Semper wollte auch Mund und Kiemenspalten der Wirbelthiere bei den Anneliden nachweisen und diese Bildungen demnach von der gemeinschaftlichen Stammform dieser beiden Gruppen ableiten. Semper hält nämlich den Mund der Anneliden für eine secundäre Bildung und sucht den primären Wirbelthiermund bei den Anneliden (und Arthropoden) in rudimentärer Form nachzuweisen.

Aus der Entwicklungsgeschichte der Anneliden geht mit aller Klarheit hervor, dass der Mund und der Oesophagus der Anneliden auf die uralten, schon bei dem Trochozoon vorhandenen Bildungen zurückzuführen ist und mithin im Vergleich zu dem Wirbelthiermund sicher kein secundäres Organ ist. Es erweist sich aber gerade der Wirbelthiermund durch sein spätes ontogenetisches Auftreten (worauf schon Dohrn hingewiesen hat) als eine jüngere Bildung. Es ist demnach wohl überflüssig, die Unrichtigkeit der Semper'schen Deutungen des rudimentären Wirbelthiermundes bei den Anneliden und Arthropoden: „Hornplattentasche von *Clepsine bi-oculata*, dorsale Kopfdrüsen mancher Anneliden, das kugelförmige Organ der Amphipoden, der „cumulus primitif“ der Arachniden, das Rückenrohr der *Dytiscus*, vielleicht selbst die flügel förmigen Anhänge des Rückens von *Asellus*, den sogenannten Micropylapparat der Krebse“¹⁾ noch näher zu erörtern.

Semper will auch Kiemenspalten bei den Anneliden nachgewiesen haben, und behauptet, dass sich stets „Kiemengänge“

¹⁾ Semper, l. c., pag. 385.

an der Bildung des Vorderdarms der Anneliden betheiligen müssten. Seine Angaben über Sabella können in ihrer Skizzenhaftigkeit noch nicht auf Berücksichtigung Anspruch machen. Seine Deutungen der Entwicklungsvorgänge des Oesophagus bei der Knospung der Naiden halte ich aber für vollkommen irrig. — Jene „Kiemengänge“, die Semper bei der Knospung fand, kommen bei der Embryonalentwicklung nicht vor. — Ich möchte die von Semper beobachteten Bildungen folgendermassen deuten. In der Mitte des Rumpfes einer Nais bildet sich eine Knospungsregion, in welcher für die vordere Hälfte des Thieres ein neues Hinterende, für die hintere Hälfte ein neues Vorderende gebildet wird. — Das alte Bauchmark erstreckt sich durch die Knospungsregion fort, und während die Neubildungen vor sich gehen, ist die vordere und hintere Hälfte noch immer durch das Nervensystem in Verbindung gesetzt. Dieses Bauchmark aber verhindert, dass sich der neue Oesophagus, der vom Ectoderm aus entsteht, auf gleiche Weise wie im Embryo entwickeln kann. Es wird das alte Bauchmark von einer doppelten Ectodermwucherung („Kiemengänge“ Semper's) umwachsen, welche sich über demselben vereinigt und zur Bildung des Oesophagus dient. — Erst später, nachdem das alte Bauchmark in der Knospungsregion rückgebildet ist, kann der so gebildete Oesophagus in der Medianlinie wieder mit dem Ectoderm sich vereinigen und durch die Mundöffnung nach aussen durchbrechen.

Wir müssen jetzt noch auf ein morphologisch sehr wichtiges Organ zu sprechen kommen, die Chorda.

Semper hat bei den Anneliden einen Zellstrang gefunden, den er der Chorda der Wirbelthiere homolog setzt.

Ich konnte weder bei Polygordius, noch bei den hier beschriebenen Stadien von Criodrilus irgend eine Spur der Chorda entdecken, obzwar ich der morphologischen Wichtigkeit dieses Organs wegen meine besondere Aufmerksamkeit diesem Punkte zuwandte.

Da die Chorda dem ursprünglichsten Annelid, dem Polygordius, nicht zukommt, kann ich den von Semper beschriebenen Zellstrang nicht der Chorda der Wirbelthiere homolog halten.

Die Chorda ist demnach eine für die Wirbelthiere charakteristische Bildung, die der gemeinschaftlichen Stammform der Anneliden und Wirbelthiere noch nicht zukam.¹⁾

¹⁾ In jüngster Zeit hat namentlich Rabl (Entw. d. Malermuschel) die Wirbelthiere auf Grund der Chordaentwicklung den übrigen Bilaterien gegenübergestellt.

Nach den neueren Untersuchungen über die Entwicklung der Chorda ist es wahrscheinlich, dass dieselbe ein Entodermgebilde ist.

Nach unserer Theorie soll die Chorda phylogenetisch später entstanden sein als der Nierenapparat, den die Wirbelthiere und Anneliden noch der Anlage nach gleichartig besitzen. Bei der sehr zusammengezogenen Entwicklung der Wirbelthiere ist die Aufeinanderfolge in der Bildung der Organe nicht scharf ausgeprägt. Es hat aber den Anschein, als ob die Chorda ontogenetisch allgemein früher entstände, als nach unserer Theorie erwartet werden sollte. — Ich glaube, dass hierauf der gewichtigste Einwand gestützt werden kann, der überhaupt gegen die Theorie zu erheben ist. Das frühe Auftreten der Chorda bei den Wirbelthieren ist es also vor Allem, welches gegen die nahe Verwandtschaft geltend gemacht werden könnte. Wir müssen über diesen Punkt noch weitere entscheidende Untersuchungen abwarten, die, wie ich glaube, die Schwierigkeit beheben werden.

Mag man aber gegen die hier erörterte Theorie auch noch so viele Bedenken hegen, so ist sicher die alte Hückel-Gegenbaur'sche Theorie damit nicht in ihr Recht eingesetzt, denn es scheint mir festzustehen, 1. dass der Rücken der Wirbelthiere dem Rücken der Würmer nicht homolog ist; 2. dass das Medullarrohr in seiner Gesamtheit nicht dem oberen Schlundganglion homolog ist, denn jenes entsteht in der ganzen Länge des Körpers, dieses wird aber von der nur dem vorderen Körperpole angehörigen Scheitelplatte aus gebildet; 3. dass der Mund der Wirbelthiere nicht dem Munde der Anneliden und der anderen Bilaterien entspricht.

Bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse wird wohl unsere oben auseinandergesetzte Theorie als die berechtigteste anzusehen sein.

Erklärung der Abbildungen von Tafel I—VIII.

Allgemeine Buchstabenbezeichnung.

bm ventrales Längsmuskelfeld.	ms Mesoderm.
bmp Bauchmuskelpatte.	Ms Die Urzellen des Mesoderms.
Bs Borstensäckchen bei Criodrilus.	mstr Mesodermstreifen.
Bstr Bauchstrang.	Mw Mundwulst von Criodrilus.
D Dissepimente.	nf fibrilläre Nervensubstanz.
d fp Darmfaserplatte.	o Mund.
ec Ectoderm.	oe Oesophagus, Vorderdarm.
Ec Ectoderm-Schneckzellen bei Criodrilus.	oi Innere Mündung des Oesophagus.
en Entoderm	qm Quermuskeln der Bauchseite, die
Ep ventrale Endothelplatte bei Poly-	zwischen Bauchstrang und Seitenlinie
gordius.	ausgespannt sind, bei Polygordius.
EO Excretionsorgan des Kopfes, Kopf-	R Hinterdarm.
niere bei Polygordius.	rm dorsales Längsmuskelfeld.
Fr adorale Flimmerrinne.	rmp Rückenmuskelpatte.
GS oberes Schlundganglion.	Sh segmentale Leibeshöhle des Rumpfes.
hp Hautmuskelpatte.	sl Seitenlinie.
ih Mitteldarmhöhle.	So Segmentalorgan (-Anlage).
lh primitive Leibeshöhle der Larve, so-	Sp Scheitelplatte.
wie Kopfhöhle der vorgeschrittenen	Sstr Seitenstränge oder Medullarplatten
Stadien bei Polygordius und Kopf-	bei Criodrilus.
höhle bei den Embryonen von Crio-	US Ursegmente des Mesoderms.
drilus.	Wkr präoraler Wimperkranz.
m Muskelfaser.	wkr postoraler Wimperkranz.

Tafel I—III zur Embryonalentwicklung von *Cricodrilus*.

Taf. I.

Sämmtliche Figuren mit Camera lucida nach Präparaten gezeichnet.

Fig. 1. Embryo, nach Bildung der Keimblätter und der Darmhöhle, von der Bauchfläche gesehen. Am Hinterende sieht man die 2 grossen Urzellen des Mesoderms (Ms) durchschimmern. $\frac{450}{1}$.

Fig. 2. Optischer Durchschnitt, Frontalschnitt, desselben Embryo. Sämmtliche Mesodermzellen des Embryo fallen in diese Schnittebene. $\frac{450}{1}$.

Fig. 3. Ein Embryo von etwas weiterem Stadium von der Seite gesehen. $\frac{450}{1}$.

Fig. 4. Optischer Durchschnitt, Medianschnitt, desselben Embryo; in diese Schnittebene fällt eine einzige Mesodermzelle, nämlich eine der grossen Urzellen des Mesoderms. $\frac{450}{1}$.

Fig. 5. Weiter vorgeschrittenes Stadium, von der Bauchfläche gesehen. Die Protoplasmawände der Entodermzellen schimmern durch die Ectodermzellen hindurch. $\frac{450}{1}$.

Fig. 6. Derselbe Embryo im optischen Durchschnitt, Frontalschnitt. Es sind in dieser Abbildung die sämmtlichen, in einfacher Zellenreihe angeordneten Mesodermzellen des Embryo dargestellt, obwohl der vordere Theil der Mesodermzellenreihe etwas über der Schnittebene, der hintere Theil etwas unter derselben gelegen ist, welches Verhalten auch in der Zeichnung angedeutet ist. $\frac{450}{1}$.

Fig. 7. Optischer Durchschnitt, Frontalschnitt desselben Embryo, bei etwas höherer Einstellung, um den Oesophagus zu zeigen. $\frac{450}{1}$.

Fig. 8. Ungliederter Embryo, von der Seite gesehen. In der Flächenansicht sind die polygonal angeordneten Protoplasmawände des Entoderm und der Mesodermstreifen gezeichnet, das Ectoderm ist blos am Rande im optischen Durchschnitt gezeichnet. $\frac{120}{1}$.

Fig. 9. Optischer Durchschnitt, Sagittalschnitt, der vorderen Region desselben Embryo. $\frac{120}{1}$.

Taf. II.

Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfregion. Sämmtliche Figuren mit der Camera lucida nach Präparaten gezeichnet; zur Darstellung der tieferen Schichten ist das Ectoderm zum Theil weggelassen.

Fig. 10. Vorderende eines Embryo, von etwas weiterem Stadium als Fig. 8, in der Fläche ausgebreitet. Es sind hier noch beinahe dieselben Verhältnisse, wie in Fig. 8 und 9, zu beobachten.

Fig. 11. Kopfregion von einem Embryo, der schon einige Ursegmente zeigte.

Fig. 12. Kopfregion eines Embryo von demselben Stadium wie Fig. 16.

Fig. 13. Kopfregion von einem Embryo von demselben Stadium wie Fig. 17. Die Scheitelplatte beginnt sich mit ihrem ventralen Rande schon vom Ectoderm

abzulösen, während sie am dorsalen Rande noch mit dem Ectoderm innig zusammenhängt.

Fig. 14. Elemente, die durch Zerfall der Schluckzellen entstanden, in der Nähe des hinteren Oesophagusendes sich finden. $A \frac{120}{1}$, $B \frac{450}{1}$.

Fig. 15. Kopfgestalt eines Embryo von retortenförmiger Gestalt, dessen Bauchfurche schon eingestülpt ist. Die Scheitelplatte ist als oberes Schlundganglion schon zur vollkommenen Abschnürung gelangt, liegt aber noch im vordersten Körperteile.

Taf. III.

Fig. 16. Embryonalstreifen von einem Embryo von kugelförmiger Gestalt, an dem schon die Scheitelplatte, nicht aber die Medullarplatten des Bauchstranges angelegt sind. Am Hinterende des Embryonalstreifens liegen die Urzellen des Mesoderms Ms, darauf folgen nach vorne zu die einfachen Mesodermzellreihen, dann ein mehrschichtiger, aber ungliederter Abschnitt des Mesodermstreifens. Noch weiter nach vorne die Region der Ursegmentbildung US — hierauf die Region, in welcher die segmentale Leibeshöhle des Rumpfes zur scharfen Ausprägung gelangt Sh; in den vorderen Segmenten sind die Segmentalorgananlagen SO und die Borstensäckchen Bs differenzirt. $\frac{20}{1}$.

Fig. 17. Embryonalstreifen eines Embryo von eiförmiger Gestalt. Ausser der Scheitelplatte Sp sind auch die Medullarplatten oder Seitenstränge in dem vorderen Theile des Rumpfes gebildet. Bezeichnungen wie in Fig. 16. $\frac{20}{1}$.

Fig. 18. Das Hinterende eines Mesodermstreifens von demselben Embryo, stärker vergrössert ($\frac{450}{1}$). Das Mesoderm ist auf den grossblasigen Entodermzellen aufliegend dargestellt, die Ectodermsschicht ist weggelassen.

Fig. 19. Ursegmente desselben Embryo bei stärkerer Vergrösserung. $\frac{450}{1}$.

Fig. 20. Entwicklungsstadien der Segmentalorgane in 5 aufeinander folgenden Segmenten, von einem Embryo vom Stadium der Fig. 16. $\frac{450}{1}$.

Fig. 21. Segmentalorgan, etwas weiter entwickelt als die vordersten Segmentalorgane in Fig. 18. $\frac{120}{1}$.

Tafel IV—VIII zur Entwicklungsgeschichte von Polygordius.

Taf. IV.

Die Metamorphose der Polygordiuslarve Vergr. ungefähr $\frac{600}{1}$.

Fig. 22. Larve von ungliederter Stadium, von der Seite gesehen.

Fig. 22—29. Weitere Stadien; Entwicklung des Rumpfes und Vergrösserung des Kopfblase.

Fig. 30—33. Umwandlung der Larve in die definitive Form.

Taf. V.

Fig. 34. Ungliederter Larve, von der Zeite gesehen; nach einem Präparate gezeichnet, mit besonderer Berücksichtigung des optischen Durchschnittes, doch sind auch ausserhalb der Sagittalebene liegende Gebilde angedeutet, und zwar: der Mesodermstreif des Rumpfes, die die Leibeshöhle durchziehenden Muskelfasern, der Excretions-

canal, ferner die Zellen der Wimperkränze und die Scheitelplatte in ihrer Flächenausbreitung. $\frac{129}{1}$.

Fig. 35. Ungegliederte Larve, nach einem Präparat gezeichnet, vom Afterpole gesehen. Flächenansicht, der Darmcanal ist durchschimmernd angedeutet. $\frac{129}{1}$.

Fig. 36. Dieselbe Larve vom Scheitelpole gesehen, Flächenansicht, der Darmcanal durchschimmernd angedeutet. $\frac{129}{1}$.

Fig. 37. Ein Stück der Leibeswand aus der Region der Wimperkränze, von der Fläche gesehen (von einer Larve vom Stadium der Fig. 23). $\frac{459}{1}$.

Fig. 38. Leibeswand aus der Region der Wimperkränze im optischen Durchschnitte. $\frac{459}{1}$.

Fig. 39. Zellen des präoralen Wimperkranzes, von einer Larve vom Stadium der Fig. 35; die kleineren Zellen sind aus dem dorsalen Theile des Wimperkranzes. Die hohe Cuticula ist von Porencanälen durchbohrt, die in ihrem Verlaufe eine scharf abgesetzte Anschwellung zeigen.

Fig. 40. Zellen des präoralen Wimperkranzes von der Fläche gesehen, um die reihenweise Anordnung der Porencanäle der Cuticula zu zeigen.

Fig. 41. Region der Wimperkränze von der Rückenlinie einer sehr jungen Larve. Die Wimperkränze sind hier noch nicht vereinigt. $\frac{129}{1}$.

Fig. 42. Optischer Durchschnitt der Leibeswand in der Region des Scheitelfeldes, nach dem lebenden Objecte gezeichnet, oberhalb der Verdickungen, die den Zellkernen entsprechen, sind Büschel von feinen Flimmerhaaren eingepflanzt.

Fig. 43. Optischer Durchschnitt durch die Scheitelplatte (Stadium der Fig. 24), nach dem lebenden Objecte gezeichnet, um die Flimmerhaare zu zeigen.

Fig. 44. Optischer Durchschnitt der Leibeswand aus der postoralen Region des Kopfes.

Fig. 45. Flächenansicht aus der Region des Scheitelfeldes, nach dem lebenden Objecte gezeichnet. n Nervenfasern, die sich gabelt, und deren Aeste unterhalb der durch die Insertions-Flimmerhaare kenntlichen Zellkerne endigen. An der Basis jedes Flimmerhaares ein feines Porencanälchen in der Cuticula.

Fig. 46. Optischer Durchschnitt der Leibeswand einer jungen Larve. Die Cuticula durch Maceration von dem Protoplasma der Zellen abgehoben.

Fig. 47. Eine jener papillenförmigen Erhebungen der Haut, welche vor dem hinteren Wimperkranze gelegen sind, vom Stadium der Fig. 31, nach dem lebenden Objecte gezeichnet.

Fig. 48. Längsschnitt durch die Region des hinteren Flimmerkranzes, nach einem Präparat einer Larve vom Stadium der Fig. 29. $\frac{459}{1}$.

Fig. 49. Excretionsorgan einer ungegliederten Larve, nach einem Ueberosmium-Picrocarmin-Präparat gezeichnet.

Fig. 50. Entodermzellen (von einer Larve vom Stadium der Fig. 25) nach einem Ueberosmium-Picrocarmin-Präparat gezeichnet. A. Optischer Durchschnitt, B. Flächenansicht.

Taf. VI.

Fig. 51. Scheitelfeld mit den Nervenverzweigungen von einer Larve vom Stadium der Fig. 24., nach dem lebenden Objecte gezeichnet.

Fig. 52. Nervenverzweigungen und Ganglienzellen aus dem peripherischen Theile des Scheitelfeldes einer Larve vom Stadium der Fig. 29. Nach dem lebenden Objecte, bei starker Vergrößerung.

Fig. 53. Ganglienzelle aus dem Seitennerven des Scheitelfeldes (Larve vom Stadium der Fig. 22), Ueberosmium-Picrocarmin-Präparat. $\frac{450}{1}$.

Fig. 54. Scheitelplatte mit Augenflecken und Tentakelanlagen, seitlich von derselben die Flimmergruben. Nach einer lebenden Larve vom Stadium der Fig. 26.

Fig. 54 a. Flimmergrube desselben Objectes mit dem Nerven, bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet. Am Rande der Flimmergrube sieht man die Cuticula im optischen Durchschnitt.

Fig. 55. Augenfleck mit lichtbrechendem Körper, nach einem Ueberosmium-Picrocarmin-Präparat.

Fig. 56. Scheitelplatte mit Augenfleck, Tentakelanlagen und Flimmergrube, von einer Larve vom Stadium der Fig. 30, von der Seite gesehen.

Fig. 57. Rumpfkegel einer ungegliederten Larve vom Afterpole aus gesehen. Das Ectoderm ist nur durch Schattirung angedeutet, während die Mesodermstreifen in ihrer histologischen Structur dargestellt sind. Camera lucida $\frac{450}{1}$.

Fig. 58 Rumpfkegel einer etwas älteren Larve, Darstellung wie in Fig. 57.

Fig. 59. Rumpf einer Larve mit Ursegmenten, jedoch von etwas früherem Stadium, als Fig. 23, vom Afterpole gesehen, nach dem lebenden Objecte gezeichnet. Vergr. ungefähr $\frac{250}{1}$.

Fig. 60. Optischer Längsschnitt durch die Leibeswand in der Gegend der Ursegmente (Larve vom Stadium der Fig. 23) A nach einem Präparate (mit Camera lucida), B nach dem lebenden Objecte gezeichnet.

Fig. 61. Längsschnitt durch die Leibeswand, in der Region des Rückenmuskelfeldes aus den vorderen Segmenten des Rumpfes einer Larve vom Stadium der Fig. 29, Camera lucida. $\frac{450}{1}$.

Fig. 62 Flächenansicht des Hautmuskellattes aus derselben Region, um das Verhältniss der Muskelfibrillen zu den Zellen zu zeigen. $\frac{450}{1}$.

Fig. 63. Darstellung der Muskelfelder nach einem Präparat von einer Larve von ungefähr dem Stadium der Fig. 31. Seitenansicht, Vergr. $\frac{120}{1}$.

Bstr Bauchstrang, im optischen Durchschnitt gezeichnet.

bm Bauchmuskelfeld	} in Flächenansicht,
rm Rückenmuskelfeld	
sl Seitenlinie	

in der mit * bezeichneten Region ist das Bauchmuskelfeld weggelassen und das tiefere Stratum der queren Bauchmuskeln zur Darstellung gekommen.

Fig. 64. Quermuskeln eines etwas weiter vorgeschrittenen Stadiums mit ihrem Peritonealüberzug, bei stärkerer Vergr. dargestellt. $\frac{450}{1}$.

Taf. VII.

Zur Entwicklungsgeschichte des Nierensystems von *Polygordius*. Sämmtliche Figuren sind nach dem lebenden Objecte bei Hartnack Immersion 10 gezeichnet (nur Fig. 76, 77, 78 bei etwas schwächerer Vergrößerung), der Massstab der Zeichnung ist, aber nur etwa $\frac{500}{1}$ bei Fig. 65—73 und Fig. 79, etwas stärkere Vergr. bei Fig. 74, schwächere Vergr. bei Fig. 80.

Fig. 65. }
Fig. 66. } Excretionscanal einer jungen, ungegliederten Larve.

Fig. 67. Trichter und erweitertes Anfangsstück eines Excretionscanales einer ungegliederten Larve.

Fig. 68. Zweiästiger Excretionseanal einer noch ungegliederten Larve.

Fig. 69. Kopfnieren von einer Larve, etwas jünger als die der Fig. 24.
1. 2. 3. Mesodermsegmente des Rumpfes.

Fig. 70. Kopfnieren und Anlage des ersten Segmentalorgans, von einem etwas älteren Stadium, als Fig. 24.

Fig. 71. Weiteres Entwicklungsstadium des ersten Segmentalorgans, nach einer anderen Larve.

Fig. 72. Weitere Entwicklung des ersten und Bildung des zweiten Segmentalorgans.

Fig. 73. Die Entwicklung des flimmernden Canales, aus welchem die Segmentalorgane entstehen, erstreckt sich bis in das 9. Rumpfsegment. Nach einer Larve von ungefähr dem Stadium der Fig. 25.

Fig. 74. Weiteres Entwicklungsstadium der Segmentalorgane, nach einer Larve vom Stadium der Fig. 27.

Fig. 75. Segmentalorgane einer Larve von einem Stadium, etwas älter, als das der Fig. 29.

Fig. 76. Flimmergang eines Segmentalorgans in eine vacuolenähnliche Erweiterung mündend, welche dem Ectoderm (Seitenlinie) angehört (Stadium der Fig. 29).

Fig. 77. Ähnliche vacuolenförmige Erweiterungen, von der Fläche gesehen.

Fig. 78. Seitenlinie mit vacuolenförmigem Endabschnitt des Segmentalorgans, im optischen Durchschnitt.

Fig. 79. Kopfnieren einer Larve vom Stadium der Fig. 30.

Fig. 80. Vorderende eines jungen *Polygordius*. Kopfnieren und das erste Segmentalorgan sind eingezeichnet, insoweit sie noch zu verfolgen waren; Flimmerbewegung war in denselben nicht mehr wahrzunehmen.

Taf. VIII.

Sämmtliche Figuren mit Camera lucida gezeichnet. Vergr. $\frac{450}{1}$.

Fig. 81. Optischer Querschnitt durch den Rumpf der ungegliederten Larve, dicht vor dem After durch die zwei grossen Urzellen des Mesoderms. Nach demselben Objecte, wie Fig. 57 gezeichnet.

Fig. 82. Optischer Querschnitt durch die Mitte des Rumpfes, nach demselben Objecte.

Fig. 83. Querschnitt durch das Vorderende des Rumpfes, Stadium der Fig. 58.

Fig. 84. Querschnitt aus dem hintersten Ende (Hinterdarmregion) einer Larve vom Stadium der Fig. 25.

Fig. 85. Querschnitt derselben Larve, etwas weiter nach vorne (noch immer durch den Hinterdarm) geführt.

Fig. 86. Querschnitt derselben Larve, aus der vorderen Region des Rumpfes.

Fig. 87. Querschnitt aus dem hinteren Drittel des Rumpfes einer Larve vom Stadium der Fig. 29.

Fig. 88. Querschnitt aus der vorderen Rumpfreion derselben Larve.

Fig. 89. Querschnitt aus dem Rumpfe eines jungen Polygordius, vom Stadium der Fig. 32.

Fig. 90. Querschnitt durch das vorderste Ende des Kopfes desselben Individuums.

Fig. 91. Querschnitt durch dasselbe Individuum, weiter nach rückwärts geführt.

Fig. 92. Querschnitt durch dasselbe Individuum, noch weiter nach rückwärts, dicht vor die Mundöffnung geführt. Die vordere Wandung des Oesophagus ist angeschnitten.

Fig. 93. Querschnitt durch die hintere, postorale Kopfregion desselben Individuums.

Fig. 94. Querschnitt aus der vorderen Hälfte des Rumpfes einer pelagisch gefischten Larve, deren Kopf denselben Bau zeigte, wie Fig. 31. Die Verhältnisse des Rumpfes scheinen nach der mir vorliegenden Schnittserie weiter entwickelt, als in Fig. 89.

Ueber die Organisation
der Gattungen
Axine und Microcotyle.
Von
Ludwig Lorenz.

(Mit 3 Tafeln.)

In den Monaten Mai und April des Jahres 1877 an der k. k. zoologischen Station in Triest mit zoologischen Studien beschäftigt, fand ich auf den Kiemen von *Belone vulgaris* die als *Axine Belones* von J. P. van Beneden beschriebene Polystomide und hatte Gelegenheit, dieselbe in grösserer Anzahl lebend zu untersuchen. Als ich im Herbste desselben Jahres wiederum mehrere Wochen an der zoologischen Station arbeitete, gedachte ich die *Axine* eingehender zu studiren, da in den Arbeiten von van Beneden und van Beneden und Hesse noch wenige detaillirtere und genaue Angaben über die Anatomie und besonders die Geschlechtsorgane derselben niedergelegt sind. Leider aber fand ich diesmal auf keinem einzigen der untersuchten Exemplare von *Belone* den gewünschten Parasiten wieder. Offenbar tritt dieser Wurm nicht zu allen Jahreszeiten auf, wie auch aus den Mittheilungen von Herrn Dr. Gräffe hervorgeht, welcher denselben im Sommer wiederholt vergeblich aufzufinden sich bemühte. Herr Hesse gibt als Zeit seines Vorkommens die Monate December und Mai an.

Während der letzten Tage meines zweiten Triester Aufenthaltes gelangte ich in den Besitz von zwei Exemplaren eines anderen Trematoden, einer an den Kiemen von *Pagellus mormyrus* lebenden *Microcotyle*. Bei Untersuchung dieses Thieres zeigte sich in der Organisation eine grosse Uebereinstimmung mit *Axine*, so dass die Unterschiede beider Thiere im inneren Baue nur auf geringen Abweichungen beruhen. Ich durchsuchte dann noch

7 Exemplare von *Pagellus mormyrus*, von welchen ich weitere 5 Exemplare des erwähnten Wurmes erhielt, und das Studium derselben bestätigte mir die Ergebnisse meiner früheren Beobachtung vollständig.

Nach Wien zurückgekehrt, begann ich meine Präparate von *Axine* und *Microcotyle* genauer zu studiren und eine Anzahl in Weingeist conservirter Exemplare von *Axine* aufzuarbeiten. Die mikroskopischen Präparate waren in der Weise verfertigt, dass ich die Thiere nach vorausgegangener Härtung in Alkohol, mit Pikrocarmin tingirte, dann mit absolutem Alkohol behandelte, in Nelkenöl aufhellte und schliesslich in Damarlack einschloss. Derartige Präparate des ganzen Thieres waren sehr durchsichtig und liessen alle Details deutlich erkennen. Ausserdem verfertigte ich auch Querschnitte und untersuchte die histologischen Elemente an Zerzupfungspräparaten.

Endlich war es mir, im Monat April des laufenden Jahres von Neuem möglich, an der Station in Triest *Axine*-Exemplare frisch zu untersuchen, so dass ich noch über manche Dinge, die mir früher unklar geblieben waren, Aufschluss und Gewissheit erhielt und nunmehr es wagen darf, die Resultate meiner Beobachtungen im Nachfolgenden zusammenzustellen.

Ich hoffe in demselben einen kleinen Beitrag zur Kenntniss der Organisation der Polystomeen liefern zu können, der vielleicht um so erwünschter sein dürfte, als diese Ordnung im Vergleiche zu den übrigen Trematoden, insbesondere den Distomeen noch verhältnissmässig wenig eingehender Untersuchung gewürdigt wurde, und ausser verschiedenen Arbeiten über *Diplozoon paradoxum*, dann den sehr ausführlichen und genauen Arbeiten Zeller's über *Polystomum integerrimum* und einer kürzlich erschienenen Arbeit über *Calicotyle Kroyeri* von Wierzejski keine Special-Untersuchungen über diese höchst interessanten Würmer vorliegen.¹⁾

Bevor ich zur Behandlung des Gegenstandes selbst übergehe, obliegt mir noch die angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. C. Claus für die Leitung und

¹⁾ Bereits im Begriffe, mein Manuscript dem Drucke zu übergeben, kam mir die Arbeit von Carl Vogt „Ueber die Fortpflanzungsorgane einiger ektoparasitischer, mariner Trematoden“, in welcher auch die von mir im Folgenden zu behandelnden Würmer Erwähnung finden, gerade noch rechtzeitig zur Ansicht, um dieselbe hier berücksichtigen zu können.

Unterstützung, welche derselbe bei dieser meiner ersten Arbeit mir angedeihen liess, meinen innigsten Dank hiemit öffentlich auszusprechen.

Axine Belones Abildgaard.

(Taf. 1 und 2.)

Ausführlichere Angaben über die Parasiten von *Belone* *Esox* finden wir zuerst in P. J. van Beneden's: „Mémoire sur les vers intestinaux“¹⁾ unter dem oben angeführten Namen, und erfahren daraus, dass unser Wurm schon gegen das Ende des vorigen Jahrhunderts (1794) von Abildgaard zuerst beobachtet und benannt, später von Diesing in zwei Arten, *Heteracanthus pedatus* und *sagittatus* gesondert wurde, dass aber dieser Forscher in einer neueren Arbeit wieder zur ursprünglichen Bezeichnung zurückkehrte. Creplin und Dujardin beschreiben diesen Wurm unter dem Namen *Heteracanthus pedatus*; Otto, Leuckart, Oken, de Blainville und Moquin Tandon gedachten desselben in ihren Schriften, ohne jedoch sich auf eigene Beobachtungen stützen zu können. Was die Beschreibung des Thieres selbst betrifft, so führe ich hier an, dass sich dieselbe im Wesentlichen nur auf die äusseren Formverhältnisse bezieht. Ich werde später noch auf die einzelnen Angaben zurückzukommen mir erlauben.

Im Jahre 1863 erschien das Werk von P. J. van Beneden und C. E. Hesse über *Bdelloden* und marine *Trematoden*²⁾, in welchem ein ectoparasitischer Trematode von den Kiemen von *Esox Belone* als *Axine orphii* Nob. beschrieben und abgebildet ist. Beschreibung und Abbildung passen so ziemlich auf die *Axine Belones* Abildgaard's, als welche ich unseren Wurm erkannt habe, und ich hege nicht den geringsten Zweifel, dass beide Formen identisch sind. Befremdend erscheint es mir aber, dasselbe Thier unter einem anderen Namen in dem gemeinschaftlichen Werke zweier Forscher als neu angeführt zu sehen, obwohl dasselbe in dem zwei Jahre früher erschienenen Werke des einen dieser Forscher, und zwar schon ausführlicher als hier beschrieben, und die Priorität seiner Entdeckung sowohl, wie seiner Namengebung Abildgaard ausdrücklich zuerkannt worden war. Wahrscheinlich hat Hesse keine der früheren Be-

¹⁾ Supplement aux comptes rendus des séances de l'académie des sciences: Paris 1861.

²⁾ Recherches sur les *Bdellodes* ou *Hirudinées* et les *Trématodes* marins, par P. J. van Beneden et par C. E. Hesse, Bruxelles.

schreibungen von *Axine Belones* gekannt und dieselbe für eine neue Art gehalten, ohne andererseits von seinem Mitarbeiter auf dieses Versehen aufmerksam gemacht worden zu sein. Selbstverständlich schliesse ich mich in der Benennung der zuerst erwähnten Arbeit von P. J. van Beneden an, sowie ich auch späterhin hauptsächlich auch diese im Auge haben werde, indem die zweit-angegebene Beschreibung nichts Wesentliches enthält, was nicht schon in der ersteren angeführt wäre.

Was zunächst die allgemeinen Merkmale und Formenverhältnisse der *Axine Belones* (Taf. I, Fig. 1 und 2) betrifft, so erscheint der 4—8 Mm. lange Körper am vorderen Theile spitz und schmal, nach hinten zu merklich verbreitert. Seine Farbe ist milchweiss, fast durchscheinend, an den Rändern hellgrau. Sowohl in der Lage seiner inneren Organe, als auch in der äusseren Gestalt ist das Thier höchst unsymmetrisch gebaut. Aeusserlich, indem die eine Längsseite die andere um ein Fünftel an Länge übertrifft, wodurch das Thier an seinem hinteren, plötzlich flügelartig verbreiterten Ende schief abgeschnitten erscheint. Die rechte Seite (in der von der Bauchfläche dargestellten Abbildung die linke) stellt sich als die längere dar und ist meist convex gekrümmt, wogegen die linke Seite dann schwach concav ist; jedoch ist der Wurm auch im Stande, sich gerade zu strecken oder nach der anderen Seite sich zu krümmen.

Der hintere, schiefe Endrand ist mit einer Reihe von 50 bis 70 schnallenförmigen Haftorganen besetzt (Fig. 2, Hft.). Als ein zur Charakterisirung sicher wichtiges Merkmal führe ich hier gleich die Anordnung und Zahl der die gemeinsame Geschlechtsöffnung umgebenden vier Gruppen von Haken oder Chitinstäben an. Vorne in der Mitte auf einer kleinen halbkugligen Anschwellung (Taf. I, Fig. 4 h) 8 bis 12 zu einem Mittelpunkte zusammenneigende, in einen kleinen Kreis gestellte Haken; jederseits seitlich davon in gleicher Höhe je ein Wulst (h) besetzt mit einer doppelten Reihe von 12 bis 20 an der Spitze hakenförmig gebogenen Stäbchen und an der Basis des Cirrus ein halbgeschlossener einfacher Kranz von 16 bis 24 eben solchen Stäbchen (H).

Die beiden Sauggruben zu den Seiten der Mundöffnung, die fast allgemein bei den Polystomeen auftreten, fehlen auch bei *Axine* nicht.

Schon an Präparaten des ganzen Thieres, noch deutlicher aber auf Querschnitten sieht man, dass dasselbe wie alle soge-

nannten parenchymatösen Würmer wesentlich aus zwei verschiedenen Schichten besteht: dem Hautmuskelschlauche und dem vom ersteren eingeschlossenen Körperparenchym, in welchem die Ernährungs- und Fortpflanzungsorgane eingebettet liegen. Die äussere Hülle wird dargestellt durch eine sehr zarte Cuticula, unter welcher sich eine dünne Lage feinkörniger, protoplasmatischer Substanz befindet. Die Haut erscheint an dem vorderen Körperteile, wenn das Thier nicht etwa gedrückt wird und sich mehr weniger contrahirt, meist quer gerunzelt, während sie gegen das hintere Ende des Körpers stets ganz glatt bleibt und nur hier und da zerstreut kleine wärzchenförmige Erhebungen zeigt, deren Bedeutung ich mir nicht recht zu erklären vermag, da sie weder Kerne der Cuticula darzustellen, noch zu Ausführungsgängen von Hautdrüsen in Beziehung zu stehen scheinen.

Die Muskelfasern sind lang, glatt, hellglänzend und färben sich im Vergleiche zu den übrigen Geweben sehr langsam mit Carmin. Den Verlauf derselben kann man bei ganzen und zerzupften Thieren leicht verfolgen und dabei hauptsächlich zwei Arten von Fasern unterscheiden. Am deutlichsten treten die starken Längsfasern hervor, die an ihren Enden in feine Fäden ausgehen, in der Mitte aber mehr bandförmig erscheinen.

Die zweite Form von Muskelfasern wird durch ein Gewebe von viel zarteren fadenförmigen Fibrillen repräsentirt, welche in drei verschiedenen Zügen, nämlich nach der Quere und gekrenzt diagonal verlaufen.

Querschnitte zeigen, dass die Längsmuskeln die innere, die zarteren Fasern aber die äussere Lage des Muskelapparates bilden, und dass auch zahlreiche feinere Muskelbündel den Körper in dorsoventraler Richtung durchsetzen.

An den Hautmuskelschlauch legen sich zunächst nach Innen zerstreute kleine (0.006 Mm.) Zellen an, die sich mit Carmin stark roth färben, in der Mitte aber etwas heller bleiben und ein punktförmiges Körperchen erkennen lassen. Ob dieselben vielleicht mit den Muskelfasern in Verbindung stehen, wie Aehnliches Salensky bei *Amphilina foliacea*¹⁾ beschreibt, vermochte ich nicht sicher festzustellen, wenngleich mir dies sehr wahrscheinlich ist.

Mit Hilfe des Muskelapparates ist *Axine* im Stande, ziemlich unbeholfene kriechende Bewegungen auszuführen, indem das

¹⁾ Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie XXIV. p. 306. Taf. 29, Fig. 7.

Thier zuerst den Vorderleib lang austreckt und dann den Hintertheil nachzieht oder durch Hin- und Herwinden des ganzen Körpers sich von der Stelle fördert.

Der ganze hintere schiefe Körperrand ist mit einer grossen Zahl von Haftorganen besetzt (Taf. II, Fig. 8, 9 und 10), die durch besondere Muskelbündel bewegt werden. Dies sind aber keine Saugnäpfe (*ventouses*), wie van Beneden sie irrthümlich nennt, denn ihre Function ist, wie ich im Folgenden darthun werde, keineswegs eine saugende. Jedes Haftorgan besteht aus einer länglichen flachen Tasche (Fig. 8, 9, 10), welche an dem freien, vorstehenden Abschnitte schlitzförmig geöffnet ist. Am besten würde der Vergleich mit einer Handtasche zutreffen, zumal die freien Ränder, der Metalleinfassung vergleichbar, durch mehrere zu einem Halborgan vereinigte Chitinstäbe gestützt werden und durch gelenkige Verbindungen auch ein Auf- und Zuklappen gestatten. Die natürliche Lage der Haftorgane gestaltet sich so zum Körper des Thieres (Fig. 8), dass der freie Rand (Hr) derselben mit senkrecht gestelltem Schlitz nach hinten sieht, während die eine Wand nach links (l), die andere nach rechts (r) zu liegen kommt. Die freien Ränder werden jederseits von vier Chitinstäben gestützt, von denen je zwei, welche die stärkeren sind, oben und unten zur Vermittlung der gelenkigen Verbindung (Fig. 9 und 10. o, u), die schwächeren aber paarweise in der Mitte angeordnet erscheinen (Fig. 9. Hr). Von rechts nach links um die Mitte des Sackes ist eine hakig gebogene Chitinlamelle gelegt (Fig. 9. ch), welche rechterseits bis fast an den Rand der Klappe geht (Fig. 8. r), auf der anderen Seite aber nur bis zur Mitte der linken Klappenwand reicht (Fig. 8. l). Diese wird dafür durch je eine kleine Spange (Fig. 9. ss) vom oberen und unteren Gelenke aus gespannt erhalten. Dadurch ergibt sich, dass die rechte Klappenwand ganz unbeweglich ist und nur der hintere freie Theil der linken Wand gegen die erstere sich bewegen kann. Man bemerkt auch in der That, dass sich an jener viel mehr Muskeln ansetzen, als an der rechten, so dass die Muskeln der linken Seite hauptsächlich das Auf- und Zuklappen der Haftorgane bewirken, während die Fasern der rechten Seite eine Verschiebung des ganzen Haftorganes in verschiedene Lagen veranlassen. Diese Haft- oder Greiforgane zeigen auch zu gleicher Zeit eine zweifache Beweglichkeit: es bewegt sich das eine oder andere aus der in Ruhe befindlichen Klappenreihe heraus, indem es mehr oder weniger rasch vorgestreckt und wieder zurückgezogen wird; daneben

klappen zugleich die Ränder der Tasche auf und zu. Diese Bewegung wird abwechselnd von der einen oder anderen Klappe ausgeführt, und zwar, wenn das Thier noch lebensfrisch ist, rasch und heftig. Die Thiere haben die Eigenthümlichkeit, sich bisweilen mit dem Kopfe nach dem hinteren Körperrande zu krümmen und sich dann mit den Haftorganen selbst hineinzubeissen. Ich habe im Innern der Klappen oft Schleimmassen, die von den Kiemen der Fische herrührten, eingeklemmt gesehen. Die Muskelfasern, welche die Klappen bewegen, sind ziemlich stark und verlieren sich, nachdem sich die einzelnen Bündel nach vorne ausgebreitet und vielfach gekreuzt haben, in dem Gewebe der feineren queren und schrägen Muskelzüge, andere setzen sich direct in die Längsmuskeln fort. Bezüglich der Klappenhaut ist anzuführen, dass dieselbe, wie man im Querschnitte (Fig. 9. k) sieht, aus einer grossen Zahl sehr dicht aneinander gelegter, durch eine Bindesubstanz verkitteter Stäbchen oder kurzer Muskelfasern gebildet ist.

Auf die Muskelschichte folgt das zellig-bindegewebige Körperparenchym, welches am schönsten an jenen Stellen zu untersuchen ist, wo keine anderen Organe in dasselbe eingelagert sind, nämlich in der Gegend des Halses bis zum oberen Ende der Dotterstücke, und an dem Schwanzende, wo die Zellen desselben zwischen den zu den Haftorganen ziehenden Muskeln zahlreich zerstreut vorkommen (Fig. 8. p). Aber auch in den wenigen Räumen zwischen den verschiedenen Theilen der Geschlechtsorgane sind oft einzelne Zellen zu beobachten. Am Kopfe sind die Parenchymzellen kleiner und nehmen nach hinten bis zu den weiblichen Geschlechtsorganen an Grösse allmählig zu; am Schwanzanhang finden sich kleinere und grössere Zellen unregelmässig gemischt.

Im frischen Zustande sah ich gewöhnlich nur die Kerne deutlich, ein vollständiges Bild von denselben gewann ich aber durch die Tinction mit Carmin. Die Parenchymzellen (Taf. I, Fig. 5. 6 und 7) stellen sich dann dar als rundliche oder ovale, von einer feinen Membrane umschlossene Bläschen (0.02 Mm. im grössten Durchmesser), die in der Mitte bisweilen auch wandständig einen ovalen Kern (0.008 Mm.) mit doppelt contourirter Hülle und einem (selten zwei) kleinen Nucleolus enthalten. Von jedem Kerne ziehen feine Protoplasma-Fäden strahlenförmig nach der Zellmembrane.

An den gefärbten Präparaten sah ich, dass der Zellinhalt

nicht immer derselbe ist. In dem einen Falle (Fig. 7, a) bleibt der Raum zwischen Kern und äusserer Zellwand hell, ungefärbt und erscheint gleichförmig homogen, während er andererseits (Fig. 7, b) oft wieder von einer dichten, granulösen Masse erfüllt ist, die sich dann stark roth und bisweilen so dunkel färbt, dass der Kern nur schwer zu sehen ist. Beide Modificationen der Parenchymzellen finden sich oft bei demselben Thiere an verschiedenen Stellen des Körpers oder auch bei verschiedenen Thieren an denselben Stellen. In der Nähe des Uterus habe ich die Zellen immer mit körnigem Inhalte gefunden.

Für das Nervencentrum halte ich einen bogenförmigen Streifen, der im Innern des Körperparenchyms über der Mitte des Schlundrohres liegt und aus einer gelblichen faserigen und zugleich feinkörnigen Substanz besteht, die durch Carmin gar nicht oder nur sehr schwach gefärbt wird. (Taf. I, Fig. 2, N). Von diesem Bogen kann man auf eine ganz kurze Strecke feine Fasern nach hinten ausstrahlen sehen, die sich aber bald im Parenchymgewebe verlieren. Dieses muthmassliche Nervencentrum ist sehr unscheinbar und ich selbst hatte es längere Zeit ganz übersehen; nachdem ich dasselbe aber einmal beobachtet, fand ich es bei allen Thieren in den Präparaten leicht auf. Das Nervensystem der Polystomeen ist eben wegen der besonderen Zartheit seiner Structur noch sehr wenig gekannt und ich war anfänglich im Zweifel, ob ich den beschriebenen hellen Streifen wirklich als Nervencentrum in Anspruch nehmen dürfe. Ich fand aber bei einer anderen Polystomee, — *Trochopus tubiporus*, Dies. auf den Kiemen von *Trigla Hirundo* — die ich auch eingehender untersuchte, dass das unter den hier vorhandenen vier Augenflecken gelegene unverkennbare Nervencentrum ganz dasselbe Aussehen und dieselbe Structur besitzt.

In diesem Falle habe ich an dünnen Querschnitten auch hie und da sehr kleine Zellen mit feinen Ausläufern in unmittelbarer Nähe der körnig-faserigen Masse des Nervencentrums gesehen, die dann als Ganglienzellen zu deuten sein würden: bei *Axine* konnte ich nichts Derartiges beobachten, ich darf jedoch annehmen, dass auch hier dieselben Zellen vorkommen, jedoch in den Präparaten sich nicht erhalten hatten. Es ist eben auch zugleich die Lage dieses feinkörnigen Streifens über der Mitte des Oesophagus, welche für die Bedeutung desselben als Nervencentrum spricht.

Uebrigens scheinen mir bis jetzt eigentliche Ganglienzellen

im Nervencentrum der Polystomeen noch gar nicht sicher constatirt zu sein.¹⁾

Wierzejski beschreibt bei *Calicotyle Kroyeri* mehrere Gruppen unterhalb des Schlundkopfes gelegener Zellen²⁾, die er auf Grund der Vergleichung mit den bei anderen Trematoden vorkommenden Ganglienzellen auch für solche erklärt. Ich halte aber diesen Vergleich der erwähnten Zellen von *Calicotyle* mit den von Walter beschriebenen Nervenzellen von *Amphistomum subclavatum* und *Distomum lanceolatum* nicht für statthaft, da bei diesen immer auch die von den Ganglienzellen auslaufenden Nervenfasern beobachtet wurden. Wenn Wierzejski in seiner Arbeit behauptet, dass Zeller bei *Polystomum integerrimum* auch Ganglienzellen beschrieben habe, so ist dies unrichtig, denn Zeller erwähnt mit keinem Worte einer Ganglienzelle, wohl aber theilt er mit, dass sich in der Nähe des Schlundkopfes Drüsenzellen befinden, mit langen in den Schlundkopf mündenden Ausführungsgängen. Diese Drüsenzellen sind auch abgebildet, keineswegs aber Ganglienzellen. Ich hatte Gelegenheit einige Exemplare von *Calicotyle* selbst lebend und in Präparaten zu sehen und wurde dadurch in meiner schon früher gehegten Vermuthung bestärkt, dass die in Rede stehenden Zellen derselben lediglich Drüsenzellen seien.

Wierzejski erwähnt auch eines von der Geschlechtscloake beiderseits horizontal verlaufenden und am Ende radienförmig auseinandergehenden Bündels von feinen Fasern, die er den Nervenfasern sehr ähnlich erklärt.³⁾ Bei so niedrig stehenden Thieren wie die Polystomeen, deren centrales Nervensystem schon so schwer zu erkennen und aufzufinden ist, erscheint es mir jedoch

¹⁾ In der sonst so eingehenden und ausgezeichneten Arbeit Zeller's finden sich keine ausführlichen Angaben über das Nervensystem des *Polystomum integerrimum*; jedenfalls sind auch hier noch keine Ganglienzellen beobachtet worden. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie XXII. p. 18. — Zeller hat ausserdem bei dem aus *Leucochloridium paradoxum* sich entwickelnden *Distom. macrostomum* (dieselbe Zeitschrift XXVII. Taf. XLVIII, Fig. 6, k) das Nervensystem als ein feinfaseriges Querband über dem Oesophagus zwischen Mundsaugnapf und Schlundkopf, welches sich seitlich dann in mehrere Theile verzweigt, abgebildet; in der Beschreibung habe ich aber keine Angaben über dasselbe gefunden. In derselben Weise hat Zeller das Nervensystem von *Distom. Squamula* (dieselbe Zeitschrift XVII. Taf. XIII) dargestellt.

²⁾ Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. XXIX. p. 553 und 554. Taf. XXX. Fig. 8, g.

³⁾ A. a. O. p. 554.

gewagt, ohne Angabe triftiger histologischer Gründe oder morphologischer Anhaltspuncte des Ursprunges zarte Fasergruppen für Nervenfasern auszugeben.

Ueber den *Darm canal* vermochte ich folgende Verhältnisse festzustellen: Vor dem *Munde* (Fig. 2 und 3) findet sich an der Spitze des Körpers eine von der Rücken- zur Bauchseite etwas zusammengedrückte, trichterförmige Höhle, in welcher rechts und links je ein Saugnapf gelegen ist. Am Rande derselben befindet sich zu jeder Seite eine Gruppe kleiner, im frischen Zustande stark lichtbrechender, gelblich glänzender Körnchen, die sich mit Carmin sehr intensiv roth färben. Die Saugnäpfe werden von einer musculösen, dicken Haut gebildet, welche von zahlreichen, dicht neben einander liegenden, radialen Muskelfasern durchsetzt ist. An die Mundhöhle schliesst sich, durch eine geringe Verengung von dieser gesondert, der Oesophagus an und hier liegt in der Mitte desselben eine ovale musculöse Blase, welche deutliche Querstreifung zeigt (Fig. 3, R). Ich hielt das Gebilde anfänglich für einen *Bulbus oesophagi*. Als ich aber einmal mehrere noch sehr frische Thiere untersuchte, bemerkte ich, dass die Blase an der Rückenseite des Oesophagus durch Muskeln befestigt sei und die Rolle eines vorstreckbaren Schlundrüssels, dem Rüssel der *Dendrocölen* vergleichbar, besitze. Die Thiere führten lebhaft Bewegungen mit dem vorderen Körpertheile aus, schlossen und öffneten die Mundhöhle, indem sie die beiden seitlichen Winkel derselben gegeneinander bewegten oder von einander zogen und zugleich die ovale Blase weit aus dem Munde vorstreckten, um sie dann rasch in den Oesophagus zurückzuziehen.

Der *Oesophagus* (Fig. 2 und 3, Oe) verläuft als ein einfaches cylindrisches Rohr in der Mitte des Körpers bis unter die gemeinschaftliche Geschlechtsöffnung, wo er sich dann in die zwei *Darmschenkel* (Fig. 2, D) theilt, welche noch durch eine kurze Strecke einfach bleiben; erst in der Region der *Dotterstöcke* beginnen sie seitliche, kurze Ausläufer oder *Blindsäcke* zu entwickeln, welche dem Darne (wie es bei sehr vielen *Polystomeen* der Fall ist) eine dendritische Gestalt verleihen. Die beiden *Darmschenkel* ziehen sich nun, dicht von den *Dotterstöcken* umhüllt, so dass man in seltenen Fällen das Lumen des Darmes selbst unterscheiden kann, längs den Seiten des Körpers nach dem hinteren Ende desselben. Hier erreicht der linke, also auf der längeren Seite des Körpers befindliche Schenkel bereits sein Ende, während der rechte sich noch nach links biegt und parallel zum

hinteren Rande des Thieres gegen den ersteren, gerade gebliebenen Schenkel hinzieht und so nahe an diesen herantritt, dass man, wenn der Darm nicht mit Inhalt gefüllt, wie es gewöhnlich der Fall, und die Dotterstocksdrüsen ihn dicht umhüllen, eine Wiedervereinigung der beiden Darmschenkel vermuthen könnte. Van Beneden nimmt auch irrthümlich eine solche Wiedervereinigung an: ich kann aber mit Bestimmtheit versichern, dass die beiden Darmschenkel, obwohl sie mit ihren Enden einander sehr nahe kommen, doch nicht in einander übergehen. Der Darm scheint mir — im Gegensatze zu dem der Distomeen — keine besondere Wand zu besitzen (Stieda¹⁾ und Zeller²⁾ geben dasselbe auch von *Polystomum integerrimum* an) und nur eine Höhle im Körperparenchym zu sein; es ist jedoch die Höhlung durchgehends im Innern mit zahlreichen zerstreuten Pigmentzellen Fig. 11), ausgekleidet, die von sehr kleinen dunkelbraunen Körnchen erfüllt sind und in der Mitte oder auch wandständig den Kern als einen hellen Körper erkennen lassen. Diese Pigmentzellen verursachen zugleich mit der etwas dunklen Farbe der Dotterstücke die blassgraue Färbung an den Rändern des Thieres.

Ich habe den Darm meist ganz leer, in manchen Fällen aber mit einer gelbbraunen Masse erfüllt gefunden, die wahrscheinlich aus verändertem Blute und Schleime der Kiemen besteht. Ausserdem sah ich darin bisweilen eine Menge von kleinen dunkelbraunen Körnchen, welche sich in lebhafter, molecularer Bewegung befanden. Es ist das wohl der aus den geborstenen Pigmentzellen ausgetretene Inhalt, wie ja auch bei *Polystomum integerrimum* von Zeller beobachtet wurde, dass die pigmentirten Zellen des Darmes zerreißen und sich dann das Pigment in dem Speisebrei findet. Der Schluss Zeller's auf eine Beziehung dieser Zellen zur Verdauung, erscheint mir demnach sehr berechtigt.

Das excretorische Gefässsystem (Fig. 2. Ex) ist bei Axine sehr schön entwickelt und verläuft in Gestalt zweier, im Innern lebhaft flimmernder Längscanäle, parallel mit und über den Darmschenkeln in vielfach geschlingelten Windungen. Jeder der beiden Canäle theilt sich im vordersten Viertel des Körpers in zwei Aeste, von denen der eine jederseits gegen den Körperrand sich wendet und daselbst auf der Rückenfläche durch eine Oeff-

¹⁾ Reichert und Du Bois-Reymond's Archiv f. Anatomie. 1870. p. 654.

²⁾ Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. XXVII. p. 241.

nung in einer kleinen Papille nach aussen mündet, während der andere nach der vorderen Körperspitze zieht und möglicherweise in die Mundhöhle führt. Die beiden Seitencanäle vereinigen sich am hinteren Körperende in einem Bogen, von dem in der Mitte ein Canal ausgeht und zum hinteren Körperende führt, wo er sich vielfach vertheilt. Aus diesem hinteren Bogen, etwas mehr nach links von dem zuerst erwähnten Canale, entspringt noch ein zweiter Ausläufer, der sich allmählig verschmälernd bis fast ganz in die äusserste linke Ecke des Körpers erstreckt. Von diesen Hauptstämmen des excretorischen Gefässsystemes entspringen zahllose kleine Canälchen, welche sich in das Körperparenchym hinein erstrecken und alle intercellularen Räume in demselben zu durchsetzen scheinen.

Der männliche Geschlechtsapparat wird gebildet aus einem paarig angelegten Hoden, einem Samenleiter mit Samenblase und dem mächtig entwickelten Cirrus oder Penis.

Der Hoden (Fig. 2. t) ist von grosser Ausdehnung; er beginnt gleich unter dem Keimstocke mit dem zweiten Drittel der Körperlänge und erfüllt den ganzen Raum zwischen den Darmschenkeln und Dotterstöcken, bis nach dem hinteren Körperende, wo die beiden Darmschenkel sich in einem Bogen wieder nähern; er ist also nach vorne von dem Eierstocke und nach hinten und den Seiten von den Darmschenkeln beziehungsweise Dotterstöcken unmittelbar begrenzt.

Was den inneren Bau des Hodens betrifft, so wird derselbe aus einer Anzahl von Bläschen oder Kammern zusammengesetzt, welche, da ihr Binnenraum stets mit Samenmutterzellen und Samenfäden erfüllt ist, sich dicht aneinander schliessen und fast alles Körperparenchym zwischen sich verdrängen, so dass sie nur durch dünne Brücken bindegewebiger Fasern von einander getrennt sind. Die einzelnen Hodenbläschen liegen alternirend in zwei Längsreihen, so dass die Duplicität der Anlage des ganzen Hodens durch eine mehr weniger zickzackförmige mediane Grenzlinie angedeutet wird. Dass der Hoden paarig sei, erkannte ich ferner daraus, dass ich deutlich aus den vordersten nebeneinanderliegenden Hodenbläschen je einen sehr zartwandigen Ausführungsgang entspringen sah, welcher sich dann mit dem zweiten alsbald zu einem gemeinsamen Canälchen (Fig. 4. V d) vereinigte. Wie die einzelnen Hodenkammern untereinander in Verbindung stehen, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass dieselben auf jeder Seite durch

einen gemeinsamen Canal zusammenhängen, wie es beispielsweise von Wierzejski für die *Calicotyle Kroyeri* dargestellt wird.¹⁾ Jede einzelne Hodenkammer ist zunächst mit einer Lage von kleinen (0·006 Mm.) Zellen ausgekleidet, die meist ziemlich dicht, ein förmliches Epithel darstellend, aneinander grenzen (Fig. 12). Dadurch, dass sich an den Grenzen zweier Hodenbläschen immer eine doppelte Reihe der erwähnten Zellen sehen lässt, wird die Sonderung jener besonders deutlich.

Der Inhalt der Hodenbläschen besteht aus einer grossen Menge verschiedenartig aussehender Zellen, welche die Entwicklungsstadien des Samens aus den Samenmutterzellen darstellen. Ich befasste mich längere Zeit mit dem Studium der Entwicklung der Samenkörper von *Axine* und bemühte mich dann über die Entwicklung des Samens bei den Trematoden überhaupt ein möglichst vollständiges Bild zu gewinnen, indem ich vergleichsweise auch den Inhalt der Hodenkammern von *Trochopus tubiporus* und *Distomum megastomum* untersuchte. Ich fand hierbei keinen Unterschied zwischen Polystomeen und Distomeen und werde mich daher auf die Darstellung der Samenentwicklung von *Axine* beschränken. Es war insofern schwer eine vollständige Reihenfolge von Entwicklungsstadien zusammenzustellen, als die betreffenden Elemente ausserordentlich veränderlich sind und man eine Menge von Formen mit zu sehen bekommt, welche durch den Einfluss verschiedener Umstände künstlich erzeugt werden. Ein Haupterforderniss ist es, den Inhalt von ganz frischen lebenden Thieren in reinem Seewasser zu untersuchen, indem sich auf diese Weise die Zellen am längsten unverändert erhalten. Ich fand, dass sich der ausgetretene Inhalt, der meist alle möglichen Entwicklungsstadien zeigt, nach vorheriger Behandlung mit einer 1—1²/₀ Lösung von Osmiumtetroxyd, in verdünntem Carbol-Glycerin sehr gut conserviren lasse. Der Hoden enthält zunächst einzelne kleine Zellen, die mit den von mir als Epithelzellen des Hodens bezeichneten Elementen die grösste Aehnlichkeit haben und auch in der That nur solche losgelöste Zellen sind: dann findet man dieselben Zellen in verschiedenen Stadien der Theilung begriffen (Taf. II, Fig. 12' a, b, c), oft noch durch Protoplasmafortsätze zusammenhängend oder zu grösseren Haufen zusammengedrängt (Fig. 12', d). Ferner gewahrt man Zellen, welche grösser als die letzterwähnten sind, von sehr

¹⁾ A. a. O. p. 556.

feinkörnigem Protoplasma mit einem ganz hellen Kern. (Fig. 12'. e). Es sind das Theilungszellen des Epithels, welche sich von den Haufen getrennt und an Grösse allmählig zugenommen haben. Wenn dieselben etwa die doppelte oder dreifache Grösse des Durchmessers der Epithelzellen erreicht haben, beginnen sich alsbald in deren Protoplasma die Köpfe der Samenkörper zu bilden, welche zuerst als kleine helle Bläschen oder Kügelchen erscheinen (Fig. 12. f), immer mehr an Zahl zunehmen, bis sie schliesslich das Protoplasma der Mutterzelle ganz erfüllen und den in ihrer Mitte gelegenen Kern verdecken (Fig. 12', g). Die hellen Kügelchen drängen sich dann nach der Peripherie der Mutterzelle, so dass diese hiedurch das Aussehen einer kleinen Brombeere erhält (Fig. 12', h). Wenn man dieses Stadium nach Zusatz von sehr verdünnter Essigsäure unter starker Vergrösserung betrachtet, gewinnt man erst ein Bild, welches dessen inneren Bau erkennen lässt (Fig. 12', i). Der weitere Gang der Entwicklung besteht nun darin, dass das Protoplasma der Mutterzelle überall dort, wo sich bereits ein Köpfchen gebildet und angeordnet hat, in einen anfangs kleinen Fortsatz auswächst (Fig. 12', k), der sich dann allmählig zu einem sehr langen Faden, dem Schwanze der Spermatozoen, auszieht (Fig. 12', l). Sobald mit dieser Entwicklungsstufe die Samenkörper zur Reife gelangt sind, quillt das Protoplasma der Mutterzelle in auffallender Weise, und mit dessen Zerfall gewinnen die einzelnen Spermatozoen ihre Selbstständigkeit. Wenn man die letzterwähnten Stadien (k, l) mit schwacher Essigsäure behandelt, so zeigt es sich, dass die Köpfchen der Spermatozoen nicht aus durchgehends gleicher Masse bestehen, sondern es wird in der Mitte derselben ein kernähnlicher lichtbrechender Fleck sichtbar.

Der Endtheil des männlichen Organes, der *Cirrus* oder *Penis* (Taf. I, Fig. 4, P) ist ein birnförmiger, sehr musculöser Körper, dessen schmäleres Ende, die Spitze, nach vorne gekehrt, während das breite Ende nach hinten gelegen ist. An der Basis desselben tritt der ductus ejaculatorius ein und führt durch eine apicale Oeffnung nach aussen. Den Basaltheil des Cirrus umgreift von der Dorsalseite eine wulstige Verdickung, welche an der Bauchseite $\frac{1}{3}$ eines Kreises frei lässt und mit ungefähr 20 hakig gekrümmten Stäbchen besetzt ist (Fig. 4, H). Da der Cirrus mit dem Endtheile der weiblichen Geschlechtsorgane in inniger Verbindung steht, so dass dieser gemeinschaftliche Apparat als ein sehr complicirtes Gebilde erscheint, will ich denselben gleich

hier darstellen. Es liegt nämlich der Cirrus innerhalb einer hohlen Blase, einer Art Genitalecloake, in welche dorsalwärts auch der Eileiter hineinführt, so dass die Eier durch dieselbe ventrale Oeffnung dieser Blase, durch die zugleich auch der Cirrus ausgestreckt wird, nach aussen gelangen. Im Innern erheben sich an der Wand dieser Blase die hakentragenden Anschwellungen, welche ich schon früher erwähnt habe, und zwar ventral vom Cirrus das halbkugelige Gebilde mit den kleinen in einen Kreis zusammenneigenden Häkchen (Fig. 4. h), während dorsal die zwei seitlichen Wülste mit den Doppelreihen von Häkchen (Fig. 4. h') ihre Lage haben.

Vom Grunde dieser Geschlechtscloake breiten sich zahlreiche Muskelfasern nach hinten fächerförmig in das Körpergewebe hinein aus, welche zur Bewegung des Cirrus dienen (Fig. 4, M).

Der weibliche Geschlechtsapparat (Taf. I, Fig. 4 und 4') setzt sich zusammen aus dem Eierstocke (Ov und ov mit seinem Ausführungsgange (Od, Od', Od''), dem Receptaculum seminis (Rs), der Scheide (Vg), dem Uterus (Ut), den paarigen Dotterstöcken (Dst) mit den Ausführungsgängen (Dg und dg), schliesslich der Geburtsöffnung (Gg).

Der Eierstock (Fig. 4, Ov) liegt knapp an dem Dotterstocke auf der linken Seite des Thieres und biegt sich mit seinem hinteren blinden Ende (Fig. 4, ov) nach rechts und aufwärts bis zu einem Drittel der Länge des links gelegenen Theiles. Er ist hier in der Mitte schwach eingebuchtet, so dass eigentlich zwei stumpfe Enden vorhanden sind.

Auf der den Eierstock umhüllenden Membran sieht man an vielen Stellen, wo die Eier sich nicht dicht an dieselbe anlegen, zerstreute, in's Innere vorspringende Kerne, welche besonders an der Uebergangsstelle dieser Membrane in den Eileiter zahlreich sind.

In dem blinden Endtheile des Ovariums bilden sich die Eikeime, welche hier in dem noch als homogene feinkörnige Masse erscheinenden Protoplasma eingebettet liegen. In dem linksseitigen grösseren Abschnitte des Ovariums aber befinden sich die schon mehr oder weniger reifen Eier, welche aus dem Dotter (Protoplasma), dem Keimbläschen und dem Keimfleck gebildet sind: letzterer enthält gewöhnlich noch 1—3 kleine glänzende Körperchen. Ich konnte keine die Eizelle umhüllende Membran entdecken.

Es herrscht eine bislang noch nicht ausgeglichene Meinungs-

verschiedenheit, ob die Eizelle der Trematoden eine besondere umhüllende Membran besitze oder nicht.

Edouard van Beneden theilt in seinem Werke über die Eibildung mit, dass die Trematoden-Eier keine besondere Hülle um ihren protoplasmatischen Dotter besitzen; auch Wierzejski stellt das Vorhandensein einer solchen an den Eiern von *Calicotyle* in Abrede. Hingegen behauptet Zeller in seiner Arbeit über *Polystomum integerrimum* mit grosser Bestimmtheit hier eine doppelt contourirte Eihaut beobachtet zu haben. Nun liegt es in der Art der Eibildung der Trematoden begründet, dass die Eizelle in den ersten Stadien, in denen die homogene Protoplasmamasse das Keimbläschen umlagert, noch keine besondere Membran besitzen kann, und dass sich diese erst später ausscheidet. Wahrscheinlich wird also bei gewissen Arten, z. B. *Polystomum integerrimum*, die Hülle noch während das Ei im Ovarium liegt, auftreten, in anderen Fällen dagegen (*Calicotyle*, *Axine*, *Microcotyle* etc.) diese Hülle erst erhalten, wenn das Ovulum von den Deutoplasmakugeln umgeben bereits in die Chitinschale eingeschlossen und abgelegt ist.

Der Eileiter (womit ich den ganzen Canal bezeichne, den die Eier von ihrem Austritte aus dem Ovarium bis zur Geschlechtsöffnung durchlaufen) zieht anfänglich in derselben Richtung, wie das Ovarium, in einigen schwachen Windungen ein kurzes Stück nach vorne, nimmt seitlich eine Samenblase (Fig. 4, Rs) auf und wendet sich hierauf in einem Bogen nach der linken Seite. Von da geht er, nachdem er noch die Dotterstocksgänge und den Samengang der Scheide (Fig. 4, Vg) aufgenommen, auf dieser Seite und zugleich ventralwärts wieder in gerader Richtung nach hinten (Fig. 4, Od') bis kurz vor dem blinden Ende des Ovariums. Hier biegt er plötzlich dorsalwärts und nach vorne um, erweitert sich zu dem bald mehr cylindrischen, bald bauchig erweiterten Uterus (Fig. 4, Ut), um schliesslich in gerader Richtung weiter bis zur Geschlechtsloake sich fortzusetzen. Die Wände des Eileiters sind ihrem ganzen Verlaufe nach mit kurzen, lebhaft schwingenden Flimmerhaaren bedeckt, besitzen jedoch an verschiedenen Stellen eine sehr verschiedene Structur. Der erste Abschnitt des Eileiters von seinem Beginne bis zu der Stelle, wo er sich nach rechts wendet, ist von einer derberen Membran gebildet, die eine deutliche Ringelung zeigt (Fig. 4, Od). Die Samenblase, häufig mit Sperma erfüllt, ist ziemlich gross und mit flachen Epithelzellen ausgekleidet. Der absteigende Theil

des Oviductes erscheint dagegen zartwandig, structurlos und gewöhnlich mit zahlreichen Deutoplasmazellen erfüllt.

Der Uterus (Fig. 4, Ut) besitzt etwas dickere Wände als der übrige Theil des Oviductes und ist rings umgeben von zahlreichen kolbenförmigen Zellen, die sich mit dünnen Stielen an die Wand desselben ansetzen. Die Zellen sind sehr klein, mit feinkörnigem Protoplasma erfüllt, in dessen Mitte ein Nucleus mit Nucleolus liegt (Fig. 4, Sdr); es sind das die sogenannten Schalendrüsen, welche ihren Inhalt durch die feinen Ausführungsgänge wahrscheinlich direct in den Uterus ergießen und das Material zur Bildung der Chitinschale absondern sollen. — Am unteren Theile, also am Beginne des Uterus, habe ich ein sehr merkwürdiges Organ gefunden, wie es meines Wissens sonst noch nicht beschrieben wurde. Gleich oberhalb der Biegung, welche der Eileiter vor dem Beginne des Uterus macht, legt sich nämlich ein Kranz von sehr kleinen, oben verdickten, unten in eine etwas geschlängelte Spitze auslaufenden Körperchen an, deren Gesamtheit sich wie eine kleine Quaste ausnimmt und durch deren Mitte der Eiergang durchführt (Fig. 4, Q). Ich habe einige Male Gelegenheit gehabt, die Deutoplasmazellen durch die mittlere Oeffnung dieses quastenförmigen Gebildes hindurchtreten zu sehen. Die einzelnen Körperchen, welche den Kranz bilden, setzen sich nur mit ihrem oberen verdickten Ende an die Wand des Eileiters an, während das in eine Spitze auslaufende freie Ende in's Parenchym hineinragt. Dieselben sind im frischen Zustande sehr hell, ohne Membran oder Kern, gelblich und lichtbrechend; mit Carmin färben sie sich unter allen Gewebelementen des Thieres beinahe am stärksten roth und behalten ihren Glanz dann noch theilweise bei. In einem Falle sah ich ein in der Schalenbildung begriffenes Ei, dessen Schale unten noch nicht geschlossen war (Fig. 17), sich mit seinem unteren offenen Ende knapp an ein solches Organ anlegen, so dass die Schale gleichsam aus der Quaste hervorzuwachsen schien: die Deutoplasmakugeln bewegten sich in Folge der Contractionen des Thieres durch die Oeffnung der Quaste direct in das Innere der Schale. Die Bedeutung des quastenförmigen Anhanges ist mir völlig unklar: dasselbe dürfte zum Uterus und zur Eibildung in in einer noch nicht näher erkannten Beziehung stehen.

Vogt spricht in seiner bereits erwähnten Arbeit über die Geschlechtsorgane der Polystomeen von einer sogenannten Schlucköffnung, welche er stets von strahlenförmig angeordneten

Fasern umgeben abbildet; es ist dieses Gebilde offenbar dasselbe, welches ich soeben beschrieben habe.

Aus dem Uterus führt der Eileiter als ganz dünnwandiger, im Innern flimmernder Canal, ohne besondere Windungen in gerader Richtung zum Basaltheile der bereits näher beschriebenen Geschlechtsloake, wo dann die Eier über dem Penis durch dieselbe Oeffnung austreten können, durch welche dieser vorgestreckt wird. Den Austritt der Eier aus dieser Oeffnung habe ich zwar nicht beobachtet, glaube jedoch die Bedeutung derselben als Geburtsöffnung aus dem ganzen Sachverhältnisse ableiten zu können.

Die Scheide (Fig. 4, Vg) ist bei *Axine* von höchst eigenthümlicher Form. P. J. van Beneden hat dieselbe auch schon beobachtet, ohne jedoch deren Bedeutung erkannt zu haben. Er schreibt darüber Folgendes:

„A une certaine distance du pore génital (Geschlechtsloake) on aperçoit, d'un côté du corps seulement, un orifice auquel aboutit un conduit dont les parois internes semblent tapissées de petites plaques en forme de dents. C'est peut-être l'appareil glandulaire, qui s'ouvre à côté des organes sexuels dans les *Epibdelles* et d'autres genres et dont la signification ne nous est pas connue. Nous n'avons pas encore eu l'occasion d'observer ces Vers en vie.“

Es wurde seither constatirt¹⁾, dass bei anderen Polystomeen eine besondere weibliche Begattungsöffnung mit Zuleitungsgang für das Sperma existirt und ich trage kein Bedenken, auch dem in Rede stehenden Organe der *Axine* (obgleich ich das Thier nicht in Copulation gesehen) dieselbe Bedeutung beizulegen. Die Scheide besteht aus drei Abschnitten: Dem seitlich am linken Rande dorsalwärts mit einer trichterförmigen Oeffnung beginnenden Anfangstheile (Fig. 4, Vg), einem sehr erweiterten, nach der Mitte des Körpers verlaufenden häutigen Raume und einem absteigenden engen, dafür aber besonders dick musculösen Canale (Fig. 4, Vg'), der an der schon früher bezeichneten Stelle in den Oviduct einmündet. Ich habe im Scheidencanale wiederholt Sperma beobachtet. Innerhalb der trichterförmigen Oeffnung liegt ein mit seiner Spitze nach aussen vorragender, seinem verdickten Theile nach einwärts gerichteter Körper (Fig. 4, St); derselbe ist hohl

¹⁾ Von Zeller bei *Polystomum integerrimum*. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. XXVII. p. 248.

und an der Spitze sowohl wie an der Basis durchbohrt und schliesst den inneren Theil der Scheide von der trichterförmigen Oeffnung ab, so dass das Sperma nur durch denselben in das Innere der Scheide gelangen kann. Dieser Stift hat ein starres chitines Ansehen und kann mehr oder weniger vorgestreckt und zurückgezogen werden. Der hierauf folgende weite Theil der Scheide wird von einer in sehr viele Falten gelegten Haut umschlossen; auf den Faltungen sitzen zahlreiche, hell gelblich glänzende, kegelförmige Knötchen (*petites plaques en forme de dents*), bei denen ich im frischen Zustande im Innern einen weisslichen hellen Fleck gesehen habe. Nach diesem Theile wird der Canal sehr eng, ist auch dicht mit den erwähnten Knötchen ausgekleidet und von einer mächtig dicken Lage von Ring-(Muskel-) Fasern umgeben.

Schliesslich habe ich der bei den Trematoden für die Bildung und Entwicklung des Eies so wichtigen sogenannten *Dotterstöcke* (Fig. 2, *Dst*) zu gedenken. Dieselben sind in unserem Falle sehr umfangreich und hüllen die Darmschenkel ihrem ganzen Verlaufe nach ein. Im inneren Baue wiederholen sie denselben Typus wie bei den verwandten Polystomeen, indem sie ein System von reichlich verzweigten Canälen bilden, welche in ihren erweiterten blinden Enden mit einem Epithel kugelig, durch Druck oft polygonal gestalteter membranloser Zellen ausgekleidet sind (Taf. II, Fig. 14). Wenn diese Zellen eine gewisse Grösse erreicht haben und dann eine auffallende Aehnlichkeit mit den Eizellen besitzen, so dass die Auffassung der älteren Helminthologen, welche die Dotterzellen ursprünglich für die Eizellen hielten, sehr erklärlich erscheint, lösen sie sich von der Wand des Dotterganges los und treten mehr in die Mitte desselben, wo sich dann erst in ihrem Protoplasma die gelben, fettähnlich glänzenden Kügelchen bilden, die ihnen ihr charakteristisches Aussehen verleihen (Fig. 15). Zum Unterschiede von dem das Keimbläschen umhüllenden protoplasmatischen Dotter schlug Ed. van Beneden für diese zweite Art von Dotter die Bezeichnung *Dentoplasma* vor¹⁾, deren Anwendung schon vielfache Verbreitung gefunden hat.

Bei *Axine Belones* findet die von mir übrigens auch bei anderen Polystomeen beobachtete Ausnahme statt, dass nicht zwei, sondern drei Ausführungsgänge für die Zuleitung der *Dentoplasma*-

¹⁾ Ed. van Beneden, *Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf*. p. 220.

kugeln in den Eileiter vorhanden sind. Zwei derselben (Fig. 4, Dg) entspringen nahe dem obersten Ende der Dotterstücke und münden unmittelbar nach ihrer Vereinigung rechts von der Scheide in den Eileiter. Dieselben haben sehr dünne Wände und werden nur deutlich erkannt, wenn sie von den Deutoplasmazellen erfüllt sind. Der dritte unpaare Dottergang (Fig. 4, dg) entspringt unter dem einen paarigen auf der linken Seite und mündet über dem receptaculum seminis in den Oviduct. Dieser Gang ist ausgezeichnet durch eine feine quere Streifung und ein mehr steifes Aussehen seiner Wandung, so dass er stets deutlich und scharf sichtbar hervortritt. Ich war lange unschlüssig über die Bedeutung dieses Canals, glaube jedoch, nachdem ich denselben niemals weiter als in die Deutoplasmadrüsen hinein sich erstrecken sah, noch eine Ausmündung nach aussen, die ich auch vermuthet hatte, nachweisen konnte, dass er auch in der That nichts anderes als ein Deutoplasmagang ist. Ich sah denselben wiederholt dicht mit Deutoplasma erfüllt. Da, wo alle die verschiedenen Canäle (Deutoplasmagänge und Scheidengang) sich in der Mitte des Körpers mit dem Eileiter vereinigen, bemerkte ich oft, sowie auch einige Male in der Scheide, zahlreiche Spermatozoen in lebhafter Bewegung.

Die Bildung des vollständigen Eies geht in der Weise vor sich, wie es bereits für das Trematodenei im Allgemeinen bekannt ist. Um die von Sperma und zahlreichen Deutoplasmazellen umgebene Eizelle bildet sich im Uterus die Chitinschale. Dieselbe ist von bräunlich gelber Farbe und ihr grösserer bauchiger Theil entsteht gesondert von dem in eine lange Spitze ausgezogenen Deckelstücke. Ich habe meist nur unfertige Eischalen gesehen, die an ihrem unteren Ende, welches sich an die Quaste anlegte, noch offen waren (Fig. 17; dann sah ich wiederholt schon ganz geschlossene Eier, deren unteres Ende etwas gebogen und knopfartig angeschwollen war (Fig. 16) und nur in einem Falle bemerkte ich ein solches, welches auch an seinem hinteren Ende in eine lange Spitze ausging (Fig. 18). Es scheint mir die Form der Eischale sehr zu variiren und ich hätte von den vielen Formen, die ich gesehen, nie sagen können, dass ein Ei dem anderen gleiche.

Bei *Axine Belones* bildet sich immer nur ein Ei fertig aus, und erst wenn dieses abgelegt ist, beginnt die Bildung einer neuen Schale.

Microcotyle Mormyri.

(Tafel 3.)

P. J. van Beneden und C. E. Hesse haben in ihrem bereits angeführten Werke die Gattung *Microcotyle* zuerst aufgestellt und in folgender Weise charakterisirt: ¹⁾

„Une partie du corps est séparée en arrière par un étranglement et porte, des deux côtés du corps un très-grand nombre de petites ventouses à crochets. Les oeufs sont munis d'un filament aux deux pôles.“

C. Vogt spricht in seiner jüngsten Arbeit ²⁾ die Ansicht aus, dass diese Gattung von *Axine* nicht getrennt werden könne. Ich kann nicht umhin meine entgegengesetzte Anschauung zum Ausdrucke zu bringen, zumal schon nach den freilich nicht sehr genauen Beschreibungen und Abbildungen, welche van Beneden und Hesse von *Axine* und *Microcotyle* geben, die beiden Gattungen vollkommen berechtigt sind. Ein wesentlicher und leicht in die Augen fallender Unterschied besteht darin, dass *Axine* der äusseren Form nach schon ganz unsymmetrisch gebaut erscheint, indem ihr hinterer verbreiteter Körperend, welcher der Träger der Haftorgane ist, sich schief zur Längsaxe des Körpers stellt, während *Microcotyle* eine vollkommen symmetrische Gestalt besitzt, und der vom Vorderkörper durch eine beiderseits gleichmässige Einschnürung gesonderte, in eine Spitze ausgehende Schwanzanhang auf jeder Seite an seinen Rändern mit den Haftorganen besetzt ist. Die Vergleichung der von mir hier gegebenen Beschreibungen und Abbildungen zweier Repräsentanten dieser Gattungen dürfte die auffallenden morphologischen Unterschiede im Baue derselben als hinlänglich erscheinen lassen, um die Aufrechthaltung beider Gattungen zu billigen; doch möchte ich mir erlauben noch einige wesentliche Punkte, in welchen sich die beiden Thiere verschieden verhalten, gleich hier hervorzuheben: *Axine Belones* besitzt einen mächtig entwickelten, mit verschiedenen Haftorganen versehenen Penis, welcher durch dieselbe Oeffnung, die als Geburtsöffnung für die Eier dient, ausgestreckt wird und im Ruhezustande innerhalb des erweiterten Endes des Eileiters liegt. *Microcotyle Mormyri* zeichnet sich hingegen durch den Mangel eines Penis aus und der Samen gelangt durch eine vor der mit Haken umgebenen Geburtsöffnung gelegene

¹⁾ A. a. O. p. 12.

²⁾ Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, XXX. Supplement.

Mündung direct aus dem Samengange nach aussen. — Axine hat ferner die Mündung der Vagina oder die weibliche Begattungsöffnung am Rande des Körpers, wogegen dieselbe bei *Microcotyle* auf der Dorsalseite in der Mittellinie des Körpers gelegen ist; ausserdem sind diese Organe in ihrer Form bei beiden Thieren vollkommen verschieden. Schliesslich ist es für Axine charakteristisch, dass sich stets nur ein Ei mit Schale im Eileiter findet und dass, sobald die Bildung einer neuen Schale beginnt, das fertige Ei abgelegt wird, während ich bei *Microcotyle Mormyri* oft eine grosse Zahl (bis 24) fertiger Eier im Körper vorfand.

Van Beneden und Hesse haben von *Microcotyle* vier Arten beschrieben und nach den Fischen bezeichnet, an deren Kiemen dieselben schmarotzen und zwar: 1. *Microcotyle Labracis* auf *Labrax Lupus*, 2. *M. Donavani* auf *Labrus Donavani*, 3. *M. erythrini* auf *Pagellus erythrinus* und 4. *M. Canthari* auf *Cantharus griseus*.

Den Beschreibungen der ersten zwei Arten sind auch Abbildungen sowohl des ganzen Thieres, als auch einzelner Theile desselben beigegeben¹⁾ und es besteht kein Zweifel, dass beide von der hier zu beschreibenden Art aus den Kiemen von *Pagellus mormyrus* verschieden sind. Mit schon geringerer Sicherheit lässt sich dasselbe von der dritten Art sagen. Bereits der Wirth dieses Thieres, welcher mit dem Träger unserer Polystomee derselben Gattung angehört, gibt der Vermuthung Raum, dass die Fische die gleichen Parasiten beherbergen könnten. Doch stimmen mehrere wesentliche Angaben über die Formverhältnisse nicht überein: denn wenn von *Microcotyle erythrini* gesagt wird, dass der Körper von einer gleichmässigen ovalen Linie umgrenzt sei, so trifft dies für unseren Parasiten ebensowenig als die weitere Angabe zu, dass die zwei von einem ursprünglich einfachen, medianen schwarzen Streifen ausgehenden, den Körperrand einsäumenden, schwarzen Bänder sich wieder in dem Schwanzanhang vereinigen. Das Organ aber, welches mir für die systematische Unterscheidung am massgebendsten zu sein scheint, die um die Geschlechtsöffnung liegenden Gruppen von Chitinstäben oder Häkchen²⁾ bietet hinreichende Unterscheidungsmerkmale von der

¹⁾ A. a. O. planche XII Fig. 1—11 und Fig. 12—18.

²⁾ „Pore génitale garni de pointes plates, triangulaires, divisées en deux petits groupes en face l'un de l'autre.“

Microcotyle des *Pagellus Mormyrus*. Eine etwas weitläufigere Erörterung der früheren Beschreibungen scheint mir hier nicht zu umgehen, um meine Vermuthung, dass die *Microcotyle* des *Pagellus Mormyrus* eine neue Art sei, zu begründen, zumal ich bei den nicht sehr charakteristischen Angaben über die bereits bekannten vier Arten im Zweifel war, ob nicht die eine oder andere derselben mit der von mir beobachteten identisch sei.

Ich gehe gleich zur Beschreibung der *Microcotyle Mormyri* über und werde in derselben die Verschiedenheiten darlegen, die mir zwischen dieser und der *M. Canthari* zu bestehen scheinen, deren Beschreibung positiver Merkmale fast gänzlich entbehrt.

Microcotyle Mormyri (Taf. III, Fig. 1 und 2) ist 5—8 Mm. lang, von sehr gestreckter Körpergestalt und besitzt zwei seitliche Einschnürungen, die erste ungefähr nach dem ersten, die zweite nach dem dritten Fünftel der Körperlänge. Die zweite Einschnürung greift tiefer als die erste und trennt den eigentlichen Körper mit dem grössten Theile der Geschlechtsorgane und des Verdauungstractes, von einem schwanzförmigen Anhang, in welchen sich nur die Enden der Darmschenkel hineinerstrecken, welche durch ihre dunkle Pigmentirung hervortreten. Am Rande dieses Anhanges befinden sich beiderseits zahlreiche (130 bis 200) Haftorgane, welche vollkommen mit denen von *Axine Belones* übereinstimmen. Diese Gebilde sind nach vorne etwas grösser und nehmen gegen das Ende des Schwanzanhanges allmählig an Grösse ab. Die Stäbchen im Umkreise der weiblichen Geschlechtsöffnung (Fig. 3, Wg) sind zweierlei Art: 8—12 grössere bilden an ihrem unteren Ende einen kleinen Haken, der, nach der Bauchseite gerichtet, aus dem Gewebe frei hervorragt; dieselben sind, in einem Bogen radial nach oben divergirend, vor der weiblichen Geschlechtsöffnung angeordnet (Taf. III, Fig. 3 und Fig. 6, H). Dahinter befindet sich dann rechts und links je eine Gruppe von 25—30 halb so grossen Stäbchen, welche mit ihren Haken nach vorne gerichtet sind (Fig. 3 und Fig. 6 h). Van Beneden und Hesse beschreiben die um die Geschlechtsöffnung von *Microcotyle Canthari* gelegenen in folgender Weise: „Bulbe . . . oesophagien suivi d'une couronne de crochets très-longs, très-minces, aux nombre de trente à quarante, armés au sommet, d'une griffe crochue.“ Die Farbe des Wurmes ist weisslich mit hellgrauen Rändern.

Im Wesentlichen stimmen die Verhältnisse des innern Baues mit denen von *Axine Belones* überein, so dass ich mich

darauf beschränken kann, die unterscheidenden Eigenschaften zu erörtern.

Unter der Cuticula liegt der Hautmuskelschlauch, gebildet aus einem Gewebe von longitudinalen, quer und diagonal verlaufenden Fasern; obwohl dieselben sehr zart sind, lassen sich alle drei Fasergruppen deutlich erkennen. Die Haftorgane sind mit denen von *Axine* vollkommen gleich; die an denselben sich inserirenden Muskelfasern sind stark und haben die Parenchymzellen fast vollständig verdrängt.

Die Zellen des Körperparenchyms sind jenen der *Axine* sehr ähnlich.

Der Vorraum des Mundes ist sehr weit (Fig. 3, O) und enthält in seiner trichterförmigen Höhle jederseits einen Saugnapf, der eine ovale Form besitzt und in der Mitte durch eine Leiste von Fasern in zwei Hälften getheilt wird (Fig. 3, S). Am Rande des Vorraums sitzen drei Häufchen von hellglänzenden gelblichen Körnchen (Fig. 3, k), welche sich mit Carmin stark roth tingiren. Van Beneden und Hesse sagen von diesen Gebilden bei *M. Canthari*: „Bouche . . . , armée de plusieurs groupes d'une substance granuleuse formée de dents crochues probablement destinées a remplir les fonctions de mâchoires.“ Diese Auffassung der Bedeutung der Körnchengruppen scheint mir nicht richtig zu sein, und ich möchte mich lieber der Ansicht Diesing's anschliessen, dass derartige Gebilde, wie sie bei vielen Polystomeen vorkommen, Tastorgane darstellen.¹⁾

Zwischen und unter den Saugnapfen liegt eine kugelige Blase, welche wahrscheinlich wie bei *Axine* einen vorstreckbaren Rüssel darstellt (Fig. 3, Bb). Daran schliesst sich der Oesophagus, der unter der Geschlechtsöffnung sich in die zwei Darmschenkel spaltet. Diese werden dann alsbald von den Dotterstöcken eingehüllt und entwickeln ihre seitlichen Ausstülpungen; die dendritische Gestalt des Darmes ist deutlich sichtbar, weil die Dotterstöcke nicht so dichte Trauben wie bei *Axine* bilden. An der zweiten, den Schwanzanhang abgrenzenden Einschnürung des Körpers enden die Dotterstöcke. Hier gewinnt der Darm zugleich mit seinem Austritte aus deren Umhüllung wieder eine einfache Gestalt und verläuft als ein unverzweigter Blindschlauch bis nahe an das

¹⁾ Diesing: Vierzehn Arten von Bdelloden. Denkschr. d. kais. Akad. der Wissensch. Wien 1858.

Schwanzende. Das ganze Lumen des Darmes ist mit zerstreuten pigmentirten Zellen ausgekleidet.

Vom excretorischen Gefässsysteme (Fig. 2, Ex) sah ich jederseits der ganzen Länge des Körpers nach über dem Darne einen geschlängelten Canal verlaufen, der, nach hinten sich allmählig verschmälernd, bis an die Spitze des Schwanzanhanges sich erstreckt und vorne, seitlich von der Geschlechtsöffnung, auf einer kleinen Papille nach aussen mündet. Im Innern der Canäle war eine lebhafte Flimmerbewegung deutlich sichtbar. Dass sich dieselben im Hinterende, wie dies Vogt von *Microcotyle Labracis* anführt, zu gemeinsamer Ausmündung vereinigen, muss ich nach meinen Beobachtungen bestreiten.

Der Hoden (Fig. 2, t) besteht aus einer Anzahl von (16 bis 18) Bläschen, welche sich ähnlich verhalten, wie bei *Axine*, sie sind aber nicht so dicht aneinander gedrängt und haben daher eine mehr rundliche Form. Dieselben werden auch durch eine breitere Schichte von Bindegewebe und Körperparenchym getrennt und liegen nicht in zwei deutlichen Längsreihen. Sie nehmen den ganzen Raum hinter dem Ovarium, zwischen den Dotterstücken bis zum Beginne des Schwanzanhanges ein. Den Zusammenhang der Hodenbläschen konnte ich nicht herausfinden. Oberhalb derselben bemerkte ich den ductus ejaculatorius (Fig. 4, De), der in wenigen Windungen direct bis nahe an den Hakenkranz der weiblichen Geschlechtsöffnung zieht, sich daselbst mässig erweitert, indem er eine Art Samenblase (Fig. 3, Vs) bildet und unmittelbar, nachdem er sich wieder bedeutend verengt hat, vor den langen Stäbchen, welche die weibliche Geschlechtsöffnung umgeben, nach aussen mündet (Fig. 3, Mg). Es ist in diesem Falle merkwürdiger Weise der Endtheil dieses Apparates nicht musculös entwickelt und gar kein eigentlicher Cirrus oder Penis vorhanden.¹⁾

C. Vogt spricht bei *Microcotyle Labracis* von einem in eine besondere Tasche zurückgezogenen Penis, der mit drei Reihen von Haken besetzt sei. Nach Analogie mit *Microcotyle Moryi* dürfte jedoch die Abbildung, welche dieser Forscher vom Geschlechtsapparate seiner *Microcotyle Labracis* (Fig. 4 auf Taf. XVI) gegeben hat und wie die übrigen Zeichnungen Vogt's ziemlich verworren und schwer verständlich ist, so aufzufassen

¹⁾ P. J. van Beneden führt auch bei *Udonella caligorum* und *Octobothrium lanceolatum* an, dass der Penis fehle.

sein, dass Mg zwar der männlichen Geschlechtsöffnung entspricht, sich jedoch zwischen den Haken Ph, welche gar nicht dem Penis angehören, die von Vogt übersehene weibliche Geschlechtsöffnung (Geburtsöffnung) befindet, und dass der über dem Endtheile des Eileiters (irrthümlich als Penistasche Pt gedeutet) gelegene Endtheil des Samenleiters für den eingestülpten Penis gehalten wurde. Sicher ist auch unrichtig, dass der Samengang (Sg Fig. 4 und 5, Taf. XVI) aus dem sogenannten Ootyp hervorgehen soll.

Die weiblichen Geschlechtstheile (Fig. 4) konnte ich am besten (wenn auch nicht so vollständig wie bei Axine) studiren; sie stimmen bei beiden Thieren in Bezug auf das Vorhandensein der einzelnen Abschnitte vollkommen überein, während sie in Form und Lage derselben sehr weit von einander abweichen.

Das Ovarium (Fig. 4, Ov und ov) liegt in der Mitte des Leibes und ist ein gewundener Schlauch, der dorsalwärts auf der linken Körperseite mit einem etwas erweiterten Theile beginnt (ov). Von da zieht derselbe nach einigen Windungen allmählig erweitert zuerst nach der rechten Seite, biegt dann zuerst nach aufwärts, nachher wieder nach der linken Seite um, wendet sich endlich mit seinem weitesten Theile nach abwärts, um nahe an der Stelle, wo er begonnen, in den Eileiter überzugehen. Letzterer bildet nach wenigen kurzen Windungen, beträchtlich erweitert, eine Blase (Fig. 4, Rs), welche, fast stets mit grösseren Mengen von Sperma erfüllt, der in anderen Fällen dem Eileiter besonders angefügten Samenblase gleichwerthig ist. Von hier aus verengt sich der Eileiter wieder und nimmt zugleich einen von links kommenden Dottergang (Fig. 4, dg) auf, der dem unpaaren Dottergange der Axine entsprechen würde. Nach kurzem rechtseitigen Verlaufe wird ein zweiter Dottergang (Fig. 4, Dg') aufgenommen, welcher aus der kurz vorher erfolgten Vereinigung der Ausführungsgänge der beiderseitigen Dotterstücke entstanden ist. Nun macht der Eileiter alsbald eine scharfe Biegung nach vorne, erweitert sich zum Uterus (Fig. 4, Ut) und zieht in gerader Richtung auf der Bauchseite nach vorne zu der in der Mitte zwischen dem Hakenkranze befindlichen weiblichen Geschlechtsöffnung (Fig. 3, Wg'). — Es ist hier also keine Geschlechtscloake vorhanden.

Die Eizellen, welche einer besonderen Membrane entbehren, nehmen, da sie sehr zahlreich und dicht aneinandergedrängt sind, im Ovarium verschiedene längliche und polyedrische Formen an.

Auch hier findet sich an der Stelle, wo der Eileiter sich vor der Uterus-Erweiterung umbiegt, ein Kranz von glänzenden Körperchen (Fig. 4. Q), wie ich sie bei *Axine* ausführlicher beschrieben habe. Um den Uterus liegen zahlreiche Zellen, die ohne Zweifel der Schalendrüse angehören, jedoch nicht so deutlich, wie bei *Axine* zu verfolgen sind. Die Wände des Eileiters sind sehr dünn, besonders in dem vordersten Theile, wo ich sie kaum zu erkennen vermochte. Dieser letzte Theil des Eileiters erweitert sich vor der sogleich zu beschreibenden Scheide bedeutend: ich habe in diesem Theile einmal 2, ein andermal 14 Eier zusammen angetroffen.

Die umfangreichen Dotterstöcke (Fig. 2, Dst) hüllen den ganzen Darmschenkel bis zum Schwanzanhang ein und führen jederseits über dem Eierstocke in einen Ausführungsgang, der sich in einen abwärts- und einen aufwärtssteigenden Canal (Fig. 4, Dg) theilt. Die beiden absteigenden Canäle vereinigen sich ventral vom Eierstocke und der gemeinsame Canal mündet dann in den Eileiter. Die beiden aufsteigenden Theile vereinigen sich auch zu einem spitzen Bogen zusammenneigend in einem zur Scheide führenden Gang (Fig. 4, Dg''). Ein dritter unpaarer Dottergang, der im Gegensatze zu dem der *Axine* eine sehr dünne Wand hat, entspringt unter dem Ovarium auf der linken Seite und mündet an der bereits bezeichneten Stelle in den Oviduct.

Die Scheide (Fig. 4, Vg) zeigt bei unserer *Microcotyle* eine sehr merkwürdige Beschaffenheit. Dieselbe ist eine grosse, dorsal in der Mitte des Körpers gelegene Blase, welche durch eine weite Oeffnung ausmündet. Ihr oberer Theil mit dem Aussenrande ist sehr faltig, steifwandig und bräunlich gefärbt, so dass er chitinig aussieht (Vg); der untere Theil ist dünnwandiger und setzt sich an den Canal, der durch die Vereinigung der aufsteigenden Aeste der paarigen Dottergänge gebildet wird (Fig. 4, Dg''). Der oberste Theil dieses Canales war stets reichlich mit einer gelblichen feinfaserigen Masse erfüllt, die wie Sperma aussah (Fig. 4, Vg') und an die zahlreichen in demselben Canale liegenden Dotterzellen sich anlegte. An der Stelle, wo sich die Blase der Scheide mit dem Dottergange verbindet, sind zahlreiche feine Muskelfasern zu bemerken, welche auch sonst rund um die Scheide sich strahlenförmig ausbreiten, während zwischen den Fasern zahlreiche kleine Zellen (Fig. 4, z) liegen. Wenn meine Auffassung des Zusammenhanges der Scheidenblase mit den Dottergängen richtig ist, würde hier der sonderbare Fall

stattfinden, dass das Sperma, welches vom fremden Thiere in die Vagina gelangt, durch die Dottergänge zugleich mit den Dotterzellen in die Samenblase des Eileiters gelangen müsste.¹⁾

Vogt gelang es nicht, den Knäuel, in welchem bei *Microcotyle Labracis* Keimstock, Dottergänge und vordere Hodenblasen sich über und nebeneinander lagern, zu entwirren. Er hat daher auch die einzelnen Theile des weiblichen Geschlechtsapparates so dargestellt, dass wohl Niemand im Stande sein dürfte, über seine Fig. 4, Taf. XVI. in's Klare zu kommen. Der Versuch der Richtigstellung, welche ich aus der Analogie mit *Microcotyle Mormyri* ableiten zu können glaube, sei mir gestattet. Das Organ nämlich, welches in der genannten Abbildung mit Cl und Vag bezeichnet ist, entspricht offenbar dem dorsal gelegenen, weiblichen Begattungsorgane (*Microcotyle Mormyri* Taf. 3, Fig. 4, Vg), während der mit Eig bezeichnete Canal zwar wahrscheinlich den Eigang darstellt, aber dann gar nicht mit Vag und Cl im Zusammenhange steht.

C. Vogt stellt bei *Microcotyle Labracis* die Behauptung auf, dass alles aus den Hodenbläschen kommende Sperma, möge es zur Begattung oder zur inneren Befruchtung bestimmt sein, durch das Ootyp²⁾ seinen Weg nehme. Ich bin zwar der Ansicht, dass eine innere Befruchtung bei einzelnen Trematoden vorkomme, obgleich diese interessante Frage noch lange nicht endgiltig entschieden ist. Bei *Microcotyle Mormyri* habe ich aber kein Anzeichen dafür entdecken können, ebensowenig wie bei *Axine Belones*; die Auffassung jedoch scheint mir nicht viel Wahrscheinlichkeit beanspruchen zu können, dass alles aus den Hoden kommende Sperma zuerst direct in die weiblichen Organe sich ergiesse und nur der dann nicht mehr zur

¹⁾ Bei *Polystomum integerrimum* münden die Gänge der weiblichen Begattungsorgane (sog. Seitenwülste) auch in die Dottergänge, so dass sich der Samen mit den Nahrungsdotterzellen vermenget und dann erst zu den aus dem Ovarium austretenden ovulis gelangt. — Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie XXVII. p. 249.

²⁾ C. Vogt wendet übrigens den Ausdruck Ootyp in einem von der ursprünglichen Bedeutung abweichenden Sinne an, wenn er unter demselben „den Vereinigungspunkt, wo Eikeime, Dottermassen und Samen zusammentreffen“, bezeichnet, denn es gibt für die verschiedenen Polystomeen keinen bestimmten, gemeinsamen Punkt, in welchem die leitenden Canäle der das Ei zusammensetzenden Elemente sich vereinigen, da dieselben bald näher bald weiter von einander entfernt und nacheinander zusammentreten. Nun bezeichnet aber das Wort Ootyp den Ort, wo das Ei beziehungsweise die Eischale fertig gebildet wird, was aber auch nicht (wie van Beneden glaubte) gleich nach der Vereinigung von

innern Befruchtung verwendbare Rest auf einem anderen Wege, also durch den Samenleiter abgeführt und dann noch bei einer Begattung benützt werde.

Es ist bereits durch die vielen Fälle, in denen ein besonderes weibliches Begattungsorgan bei den Polystomeen constatirt wurde, wahrscheinlich gemacht, dass ein solches regelmässig bei diesen Thieren sich findet.¹⁾ Vogt führt an, dass bei *Epibdella* und *Phylonella* der Eigang zugleich als Begattungsgang diene. Ich habe zwar keine dieser Formen, wohl aber eine dritte, nahe verwandte, nämlich *Trochopus tubiporus* sehr genau studirt und gefunden, dass hier neben dem Eileiter ein zweiter Canal vom Körperrande nach Innen zu einer mit den weiblichen Organen in Verbindung stehenden, stets mit Sperma erfüllten Blase führt, welcher nur als Scheide aufgefasst werden kann, und ich bin auch der Meinung, dass der von P. J. van Beneden indessen „Memoire sur les vers intestinaux,“ Pl. III. Fig. 1 mit z bezeichnete Canal von *Epibdella* dem weiblichen Begattungsorgane entspricht. Die Zeichnung, die Vogt von den

Eizelle, Sperma und Dotter geschieht. Dieselben müssen vielmehr, wie wenigstens bei *Microcotyle Mormyri* und besonders bei *Axine*, noch in einem gemeinsamen Canale ein Stück weiter wandern und gelangen erst, nachdem sie die von Vogt passend als Schlucköffnung bezeichnete Stelle passirt haben, in jenen Theil des Eileiters, in welchem unter Mitwirkung des Secretes der Schalendrüsenzellen (welche Vogt gar nicht gesehen hat) die Chitinschale gebildet wird. Zeller hat für diesen Abschnitt des Eiganges den Namen Uterus in Anwendung gebracht und hat darin auch Nachahmer gefunden. Aus dem Gesagten folgt, dass Ootyp und Uterus wenig verschieden sind. Was Vogt Uterus nennt, ist der Endtheil des Eileiters, in welchem die bereits mit Schale versehenen Eier vor der Geburt aufbewahrt werden.

¹⁾ Es ist sehr merkwürdig, dass die Trematoden in den Vorgängen der Begattung und Befruchtung so complicirte und durchaus nicht übereinstimmende Verhältnisse zeigen. Stieda glaubte die ältere Ansicht von Siebold's, dass bei den Distomeen regelmässig eine innere Befruchtung stattfinde, entschieden widerlegt zu haben (Müller's Archiv 1871), hat aber nur gezeigt, dass ein weiblicher Begattungsact bei einigen Distomeen vorkomme. Ich selbst konnte bei einer grossen Zahl von Distomeen (namentlich aus Seefischen), welche ich untersuchte, keinen solchen Canal finden, während ich denselben bei anderen Formen deutlich wahrnahm, bei wieder anderen aber mit Sicherheit einen Verbindungscanal zwischen einem Hoden und dem Eileiter gesehen zu haben glaube. Bei *Polystomum integerrimum* finden sich besondere weibliche Begattungsorgane und ausserdem ist noch für eine innere Befruchtung gesorgt, wie dies Zeller in sehr zuverlässiger Weise dargethan hat. Bei *Calicotyle*, *Axine*, *Microcotyle* und *Trochopus* ist ein weibliches Begattungsorgan sicher festgestellt, aber für die Möglichkeit einer inneren Befruchtung bislang kein Anzeichen entdeckt.

Genitalien der *Phylonella Soleae* gibt, ist in mancher Hinsicht wenig deutlich, so dass ich die Ansicht nicht unterdrücken kann, dass Vogt den weiblichen Begattungsgang hier ganz übersehen hat.

Die Eischalen (Fig. 5), deren Entstehung im Uterus ich leider nicht beobachten konnte, sind im Verhältnisse zum ganzen Thiere sehr gross, länglich oval, und gehen nach vorne in einen sich allmählig sehr verdünnenden und an der Spitze gewundenen Anhang aus; hinten besitzen sie einen dickeren aber kürzeren Stiel, der am Ende hakig gekrümmt ist und sich in zwei Theile spaltet.

V. Beneden und Hesse geben von dem Eie oder vielmehr seiner Schale, bei *Microcotyle Canthari* Folgendes an: „Oeufs très petits, fusiformes, présentant, au bout antérieur, une tige courbée en crosse et inférieurement un pédoncule étroit et assez long.“

Diese Angabe über die Form der Eischalen und die schon früher citirte, welche den Hakenkranz um die weibliche Geschlechtsöffnung der *Microcotyle Canthari* betrifft, scheinen mir mit der Form derselben Gebilde bei der *Microcotyle Mormyri* durchaus nicht übereinzustimmen und haben mich zu der Vermuthung geführt, dass die von mir beobachtete Art auch von *Microcotyle Canthari* verschieden, demnach mit keiner der vier bislang bekannten Arten identisch sei.

Erklärung der Abbildungen.

D Darmschenkel.	ov Anfangstheil des Ovariums.
De Ductus ejaculatorius.	Ov Endtheil
Dg paariger Dottergang.	Q Quastenförmiges Organ Schlucköffnung
dg unpaarer	nach Vogt).
Dst Dotterstöcke (Deutoplasmadrüsen).	R Rüssel.
Ex Excretions-Gefässe.	Rs Receptaculum seminis.
Hft Haftorgane.	S Saugnäpfe der Mundhöhle.
k glänzende Körnchen am Rande der	t Hoden.
Mundöffnung.	Ut Uterus.
N Nervencentrum.	Vg Vagina (Scheide).
O Mund.	Vs Vesicula seminalis (Erweiterung des
Oe Oesophagus.	ductus ejaculatorius).
Od Eileiter.	

Taf. I.

Fig. 1. *Axine* Belones, Abildgaard; drei Exemplare in natürlicher Grösse.

Fig. 2. Dasselbe stark vergrössert. (Die Zeichnung ist nach einem Präparate angefertigt und erscheint daher etwas breiter, als es der Natur entsprechen würde.)
Gcl Geschlechtsloake, m Muskelfasern der Haftorgane.

Fig. 3. Das Kopfende von *Axine* Belones mit den seitlich in der Mundhöhle gelegenen Saugnäpfen und dem in den Oesophagus zurückgezogenen Rüssel.

Fig. 4 und Fig 4'. Der ganze weibliche Geschlechtsapparat und die Ausführungsgänge des männlichen.

P Penis.

Gg Gemeinschaftliche Geschlechtsöffnung.

H Häkchenkranz am Basaltheile des Penis.

H Ventral in der Geschlechtsloake gelegene Gruppe von Häkchen.

h' Seitlich in der Geschlechtsloake gelegene, mit Häkchen besetzte Wülste.

M Muskelfasern zur Bewegung des Penis.

St Chitineriger Stift in der Vagina.

Sdr Schalendrüse.

Vd Vas deferens.

Fig. 5. Kleine Zellen des Körperparenchyms aus dem Kopfende. Htk. 8.

Fig. 6. Grössere Zellen des Körperparenchyms aus der Umgebung der Vagina.

Fig. 7. Isolierte Parenchymzellen, a mit hellem Inhalte, b mit feiner, granulöser Masse erfüllt. Htk. 8.

Taf. II.

Fig. 8. Drei Haftorgane des hinteren Körperrandes von der oberen, schmalen Seite in natürlicher Lage dargestellt. r rechte und l linke Seite. p die zwischen den zu den Haftorganen ziehenden Muskelfasern gelegenen Parenchymzellen.

Fig. 9. Ein Haftorgan von der rechten Seite gesehen. Hr bezeichnet den freien hinteren Rand desselben, welcher mit Chitinstäben gestützt ist, die oben und unten (o und u) gelenkig untereinander verbunden sind; ss kleine Chitinstäbe, welche von den Gelenken aus die linke, hier in der Zeichnung unten gelegene Klappenwand gespannt erhalten; ch grosse chitinige Stützlamelle, für den Sack des Haftorganes; k stellt die Haut der Klappe im Querschnitte dar.

Fig. 10. Haftorgan vom hinteren freien Rande (Hr Fig. 9) gesehen.

Fig. 11. Pigmentzellen des Darmes.

Fig. 12. Ein Hodenbläschen mit Inhalt und Epithelauskleidung: nach einem Quetschpräparate.

Fig. 12'. Entwicklungsstadien der Samennutterzellen.

- a und b Losgelöste Epithelzellen des Hodens in der Theilung begriffen.
- c Dieselben nach weiter fortgeschrittener Theilung, noch durch feine Protoplasma-fäden zusammenhängend.
- d Ein noch grösserer Haufen von solchen Theilungszellen.
- e Einzelne Theilungszellen, durch Wachsthum grösser geworden.
- f Dieselben in dem Zustande, wo sie Samennutterzellen zu werden beginnen, indem in ihrem Protoplasma bereits die Köpfe der Spermatozoen in Form kleiner heller Bläschen auftreten
- g Dieselben, nachdem das ganze Protoplasma bereits mit den erwähnten hellen Bläschen erfüllt ist.
- h Nächstes Stadium, welches aus dem vorigen durch das Auseinanderdrängen der Spermatozoonköpfe nach der Peripherie der Mutterzelle entstanden ist.
- i Dasselbe Stadium wie h nach Behandlung mit Essigsäure.
- k Das Protoplasma der Mutterzelle beginnt, je einem bereits gebildeten Spermatozoonköpfchen entsprechend, in kleine Fortsätze auszuwachsen, welche später die Schwänze der Spermazellen darstellen.
- l Die Schwänze der Spermatozoen sind bereits vollständig entwickelt.
- m Dasselbe Stadium nach Behandlung mit sehr schwacher Essigsäure. — Man findet diese Formen mitunter in dem noch ganz frischen Hodeninhalte.
- n Degenerirte Samennutterzelle, wie man sie nicht selten unter den normalen Entwicklungsstadien findet.
- o Zeigt das Freiwerden der Spermatozoen, indem die Mutterzelle nach erlangter Reife quillt und dadurch die in ihrem Protoplasma eingebetteten Spermatozoonköpfe herausgedrängt werden.

Fig. 13. Eine reife Eizelle. Htk. S.

Fig. 14. Querschnitt durch das blinde Ende einer Dentoplasmadrüse von *Trochopus tubiporus*. Man sieht hier links das Epithel der Drüsenwand, während in der Mitte die jüngeren, rechts die reifen Dentoplasmazellen liegen.

Fig. 15. Eine isolirte Dentoplasmazelle. Htk. S.

Fig. 16. Eischale mit abgehobenem Deckel.

Fig. 17. Eischale in der Bildung begriffen, sich mit dem unteren noch offenen Ende an das quastenförmige Organ (Schlucköffnung) anlegend.

Fig. 18. Vollständiges Ei.

Taf. III.

Fig. 1. *Microcotyle Mormyri*, 2 Exemplare in natürlicher Grösse.

Fig. 2. Dasselbe stark vergrössert. (Nach einem Präparate.)

E Eier.

Fig. 3. Kopfscheitel mit den Mundtheilen und den ausführenden Geschlechtsöffnungen.

Mg Ende des Ausführungsganges der männlichen Organe.

Wg Weibliche Geschlechtsöffnung (Geburtsöffnung).

H Kranz grosser Stäbchen über der weiblichen Geschlechtsöffnung.

h Gruppen kleiner Stäbchen unter derselben.

Fig. 4. Der Haupttheil der weiblichen Geschlechtsorgane und der ductus ejaculatorius.

Vg' Mit Sperma gefüllter Theil der Scheide.

z Kleine, die Scheide umgebende Zellen.

Dg' Der durch die Vereinigung der absteigenden Aeste der Dottergänge Dg gebildete gemeinsame Dottergang.

Dg'' Der durch die Vereinigung der aufsteigenden Aeste der Dottergänge entstandene Canal, welcher mit der Scheide Vg in unmittelbare Verbindung tritt.

Fig. 5. Ein fertiges Ei mit Schale.

Fig. 6. H grosse und h kleine, hakig gebogene Stäbchen, welche um die Geburtsöffnung liegen.

Nachtrag

zu den

Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden.

Von

Emil Berger.

Nachdem der Druck der unter obigem Titel im 2. Hefte der Arbeiten aus dem zoologischen Institute der Wiener Universität veröffentlichten Arbeit schon vollendet war, erschienen mehrere Abhandlungen, welche ein einschlägiges Thema behandeln und dadurch eine nachträgliche Besprechung von meiner Seite erfordern. Eine kleine Abhandlung von Spangenberg: „Bemerkungen zur Anatomie von Limnadia Herrmanni“, war ich in der Lage noch während des Druckes meiner Arbeit berücksichtigen zu können, da mir ein Separatabdruck derselben noch vor dem Erscheinen des betreffenden Heftes der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie vorlag.

Zunächst muss ich hier der schönen Arbeit von J. H. L. Flügel: „Ueber den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insectenordnungen“ (Zeitschr. f. w. Zool., 30. Bd. Suppl. pag. 556) Erwähnung thun. In den wesentlichsten Punkten finde ich eine erfreuliche Uebereinstimmung der Resultate Flügel's mit den meinigen. Derselbe constatirt ebenfalls bei allen von ihm untersuchten Insecten das Vorhandensein der pilzhutförmigen Körper (Flügel nennt dieselben Becher), der aus denselben entspringenden Stiele (Hinteräste Flügel's), dass ein Stiel an der Basis des fächerförmigen Gebildes mit dem der anderen Hirnhälfte in der Medianebene zusammentrifft (Balken Flügel's), der andere an die Vorderfläche des Gehirns sich begibt (Vorderhorn Flügel's). Das fächerförmige Gebilde Dietl's centraler

Knoten und centrales Commissurensystem Leydig's, Centralkörper Flögel's fand er ebenfalls bei sämtlichen von ihm untersuchten entwickelten Insecten und bei einer Hymenopterenlarve, während er es bei einer Schmetterlingsraupe vermisste. In vieler Beziehung ergänzen sich die Resultate der Arbeit Flögel's und die der meinigen. So entnehme ich der Beschreibung Flögel's vom Baue des Gehirns der entwickelten Libelle, dass derselbe im Wesentlichen mit dem der von mir untersuchten Libellenlarve übereinstimmt. Manches mag Flögel vielleicht aus dem Grunde entgangen sein, weil er blos ungemein feine Schnitte zu seinen Studien verwendete. Dem aufmerksamen Leser der beiden Arbeiten wird jedoch nicht entgehen, dass sie in einzelnen, wenn auch unwesentlichen Punkten nicht übereinstimmen. So beschreibt Flögel bei *Cossus ligniperda* jederseits zwei pilzhutförmige Körper, während ich jederseits blos einen wahrnahm, indem hier, ebenso wie bei der Grille, der innere und der äussere pilzhutförmige zu einem verwachsen sind, wie dies auch Flögel's photographische Abbildung (Fig. 7) zeigt. Ueber die Deutung des Centralkörpers ¹⁾ sagt Flögel (pag. 586): „Man könnte daran denken, dass er mit der Ausbildung des Facettenauges zu thun habe; irgendwelcher Zusammenhang mit den aus dem lobus opticus stammenden Faserzügen hat sich aber nirgend nachweisen lassen.“ Einen Zusammenhang der aus den pilzhutförmigen Körpern entspringenden Fasermassen mit der Schlundcommissur war Flögel ebensowenig wie Dietl und ich im Stande nachzuweisen, „was der Meinung, es würden die Ganglienzellen alle direct durch eine Faserleitung mit den Organen des Körpers in Verbindung gesetzt, einstweilen leider widerspricht.“ Klarer sind, wie ich gezeigt habe, diese Verhältnisse bei den höheren Crustaceen. Am meisten Berechtigung scheint mir noch die Vermuthung zu haben, dass das fächerförmige Gebilde die Verbindung zwischen den Fasern, die von den pilzhutförmigen Körpern entspringen, und solchen, welche vom Rindenbelege des Gehirns oder der Bauchganglien herkommen, vermittele. Für diese meine Vermuthung spricht auch der Umstand, dass die inneren Stiele (Balken) stets in unmittelbarer Nähe des fächerförmigen Gebildes zusammentreffen. Doch gelang es mir nie Fasern aus den inneren Stielen in das fächerförmige Gebilde zu verfolgen. Das Fehlen

¹⁾ Dietl glaubt, dass es sich hier möglicherweise um den unpaaren Ursprung eines Nerven handle.

des fächerförmigen Gebildes bei den höheren Crustaceen würde ebenfalls für meine Vermuthung sprechen.

Eine Arbeit von Dietl: „Die Gewebelemente des Centralnervensystems bei wirbellosen Thieren“ (Bericht des naturw.-med. Vereins in Innsbruck) bringt über die Ursprungsweise der Gehirnnerven eine dem Wesen nach schon von Leydig ausgesprochene Ansicht (Sep.-Abdruck pag. 24): „Die Ausläufer der Ganglienzellen (des Gehirns) tauchen in die Marksubstanz ein, bilden hier durch eine reiche Zerfaserung zum grössten Theile das Substrat derselben und schliesslich ordnen sich die Fibrillen neuerdings zu verschieden starken Bündeln, aus denen die peripheren Nervenstämme sich entwickeln.“ Dieser Ansicht widersprechen sowohl die directen Beobachtungen älterer Autoren, ferner die von Claus über den Ursprung der Fasern des Sehnerven bei den Cladoceren aus Ganglienzellen des Gehirns als auch die von mir in der oben citirten Arbeit niedergelegten. Namentlich der Antennennerv von *Musca vomitoria* ist ein schönes Object, um sich von der Ursprungsweise einzelner Fasern aus Ganglienzellen zu überzeugen. Immerhin muss ich es jedoch zugeben und halte es sogar für sehr wahrscheinlich, dass es auch Fasern gibt, welche auf die von Dietl angegebene Weise entspringen.

Von demselben Verfasser erschienen vor Kurzem „Untersuchungen über die Organisation des Gehirns wirbelloser Thiere“ (Sitzb. d. k. Akad. d. Wissensch., Aprilheft 1878). Die zweite Abtheilung (Crustaceen) derselben enthält eine Beschreibung des Baues des Gehirns von *Squilla* nebst Bemerkungen über das von *Maja*, *Erysiphe* und *Palinurus*. Auch hier kann ich mit Freude constatiren, dass der Verfasser und ich in einer grossen Anzahl von Beobachtungen mit einander übereinstimmen. Hervorheben will ich nur, dass Dietl (pag. 16) ebenfalls eine Commissur zwischen den beiden pilzhutförmigen Körpern gefunden hat, doch konnte er sich nicht sicher von der nervösen Natur derselben überzeugen. Eine Commissur, welche die beiden Augenstiele mit einander verbindet, wie sie von Walter und von Owsjannikof beschrieben wurde, konnte Dietl nicht auffinden. Wohl aber beschreibt er ein analoges Gebilde als Sehnervencommissur bei *Eledone* (I. Abth. Cephalopoden, Tethys, Sep.-Abdr. pag. 14). Bei *Squilla* fand Dietl im Augenstiele zweierlei Fasern, gemein feine, welche am Chiasma sich betheiligen, und sehr breite. Diese Thatsache bin ich nachträglich zu bestätigen in der Lage. Von den erstgenannten Fasern glaubt Dietl, dass dieselben direct

aus der Retina stammen, während die letzteren die in der Umgebung des Augenganglions gelegenen Gebilde innerviren sollen. Mit dieser letzteren Ansicht Dietl's kann ich mich mit Rücksicht auf meine Resultate über den Bau des Augenganglions nicht einverstanden erklären. Sehr zu bedauern ist, dass Dietl dieses Gebilde nicht einer näheren Untersuchung gewürdigt hat. Diesem Umstande ist es zuzuschreiben, dass Dietl den Stiel des Augenganglions für den Sehnerven hält und von einem Chiasma nervorum opticorum spricht. Den pilzhutförmigen Körper bezeichnet Dietl als Sehlappen (lobus opticus), vor welchem Irrthum ihn die von Rabl-Rückhard gemachte Beobachtung vom Vorhandensein derselben bei einem von frühester Entwicklung blinden Insecte (Typhlopone) hätte schützen sollen. Was sollte ein entwickelter lobus opticus bei einem Thiere, welchem ein Sehorgan fehlt, bedeuten?

Ungefähr dieselben Ansichten, wie ich sie über die Bedeutung der einzelnen Theile des Arthropodengehirns auseinandergesetzt habe, finde ich in einer eingehenden Arbeit über das Nervensystem von Squilla von G. Bellonci¹⁾ „Morfologia del sistema nervoso della Squilla Mantis“ (Annali del museo civico di storia naturale di Genova 1878, pag. 518) ausgesprochen. Der Verf. ist bestrebt, nachzuweisen, dass das Gehirn von Squilla aus der Verschmelzung von 3 Bauchstrangsganglien hervorgegangen sei. Die Ganglienzellenlager des Gehirns sind die Ursprungsherde der peripheren Nerven; doch sind die der einzelnen Nerven nicht so strenge localisirt, wie Owsjannikof annimmt, da die Fasern derselben in verschiedenen Richtungen in der fibrillären Masse des Gehirns sich auflösen. Bellonci behauptet, dass die sensiblen Nerven aus kleinen, die motorischen aus verhältnissmässig viel grösseren Ganglienzellen entspringen. Dieselbe Grössenverschiedenheit zeigten nach seinen Untersuchungen die functionell verschiedenen Ganglienzellen der Bauchstrangsganglien, indem hier der vordere (sensible) Ast der aus denselben entspringenden Nerven aus kleinen, der hintere (motorische) aus grossen Ganglienzellen entspringt. Ich muss jedoch bemerken, dass ich die Allgemeinheit dieser Behauptung nicht gelten lassen kann, da sich im centralwärts gelegenen Theile des Augenganglions von Squilla auch grössere Ganglien-

¹⁾ Der Verf. hat in dieser Arbeit blos die Untersuchungen von Owsjannikof berücksichtigt. Von der Bearbeitung des Gehirns von Astacus durch Dietl scheint derselbe keine Kenntniss gehabt zu haben.

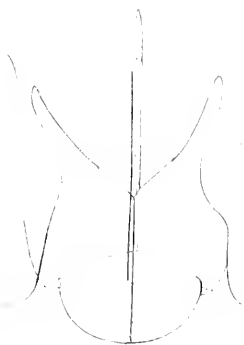
zellen zwischen den kleineren finden. Von den Ganglienzellenlagern des Gehirns gehen Fasern zu den pilzhutförmigen Körpern, welche letztere Bellonci mit den Grosshirnlappen der höheren Thiere vergleicht. „Tutto dunque conduce a credere che le masse laterali ¹⁾ del cervello non diano origine direttamente a nessun nervo periferico e che le loro fibrille vadano alle altre cellule cerebrali specialmente a quelle della regione anteriore superiore. Così questi due centri nervosi sarebbero veramente paragonabili ai lobi cerebrali degli animali superiori“ (pag. 533). Im Wesentlichen stimmt dies mit meiner Deutung als Projectionscentrum erster Ordnung im Sinne Meynert's überein. Das Augenganglion hält Bellonci, ebenso wie ich, für einen integrierenden Bestandtheil des Gehirns, und zwar als Bestandtheil des ersten Segmentes (pag. 536). Aus der im Vergleiche zu den übrigen Sinnesanschwellungen des Gehirns kolossalen Masse des Augenganglions will Bellonci auf einen präponderirenden Einfluss der mit dem Gesichtssinne empfangenen Eindrücke schliessen. In der Deutung der einzelnen Theile des Augenganglions stimmen Bellonci und ich nicht überein. Ich muss jedoch bemerken, dass der Schnitt, den Bellonci von demselben abbildet, nichtsweniger als günstig für das Studium desselben ist und dass die Bedeutung der einzelnen Theile des Augenganglions erst durch vergleichende Untersuchung dieses Gehirnabschnittes bei verschiedenen Thieren gewonnen werden konnten. So entging denn auch Bellonci die innige Zusammengehörigkeit eines Theils des Augenganglions mit dem Auge, ich meine den von mir als ganglionären Theil der Retina beschriebenen. Die Nervenbündelschicht hält Bellonci für den eigentlichen Sehnerven und die Sehstabschicht für die Retina des facettirten Auges.

In diesen nachträglichen Bemerkungen habe ich die Beobachtungen der oben genannten Autoren bloß insoweit einer Besprechung unterzogen, als dieselben die meinigen bestätigten oder mit denselben in Widerspruch waren. Von den vielen Punkten, in denen sich dieselben ergänzen, konnte ich bloß die allerwichtigsten hervorheben.

Wien, Anfangs November 1878.

¹⁾ Damit sind die pilzhutförmigen Körper gemeint







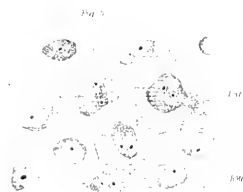
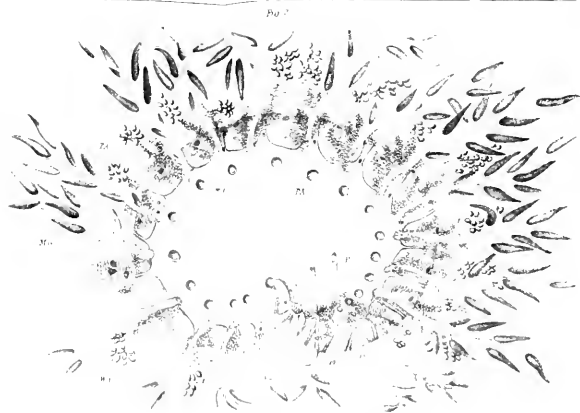


Fig. 2



Fig. 1



Fig. 5

RL Sp.R. LMF



Ent

LMF

SL

SL

Fig. 3

RL

Ent

Ent

Ent

Fig. 7



K-W

Gr

LMF

K-MF

RL

Fig. 3

Fig. 6



Sp.L

R

Fig. 4



K-W

Fig. 9



LMF

SL

SL

Sp.R

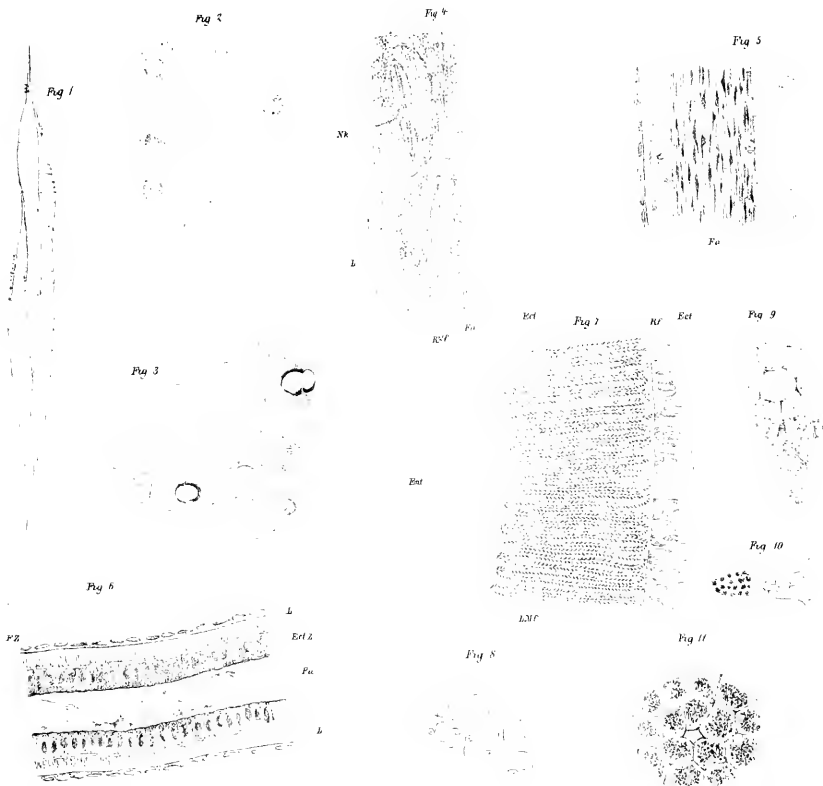




Fig 1

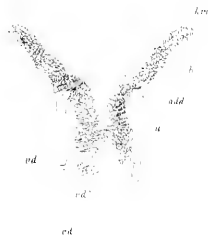


Fig 4



Fig 12

nd

ed

hl

nd''

da

Fig 2



Fig 6

Fig 13

da

Fig 8

Fig 9

n

Fig 7

nd

nd'

Fig 3

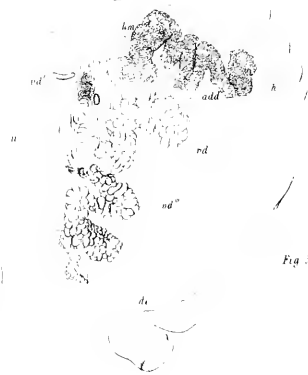


Fig 5

l

l

Fig 11

Fig 10



$$G^{\text{eff}}(x) = 0$$

$$\text{zwischen } B_0 \text{ und } B_1 \text{ gilt } B_0 = B_1 \text{ für } h \text{ hin}$$

$$f(x) = \frac{1}{x} \quad \text{für } x \in \mathbb{R} \setminus \{0\}$$

$$\frac{1}{x} = \frac{1}{x} \quad \text{für } x \in \mathbb{R} \setminus \{0\}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$

$$f(x) = \frac{1}{x}$$











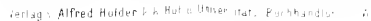




Fig. 1.

21



Fig. 19



Fig. 19

Fig. 20



Fig. 20

Fig. 26



Fig. 25



Fig. 11

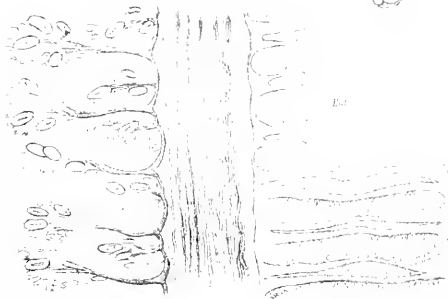
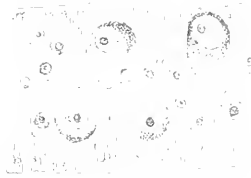
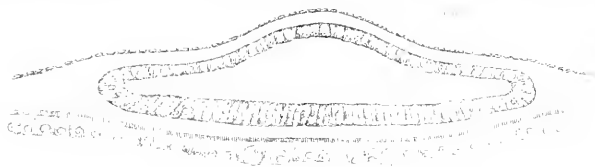


Fig. 28



Fa 37 sp

6



al

al

al

al

Fig. 30

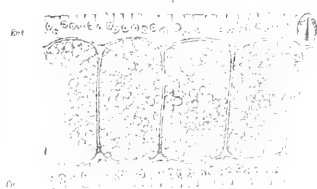


Fig. 31



Fig. 32



Fig. 33



Fig. 34

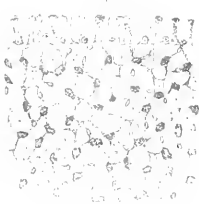


Fig. 35

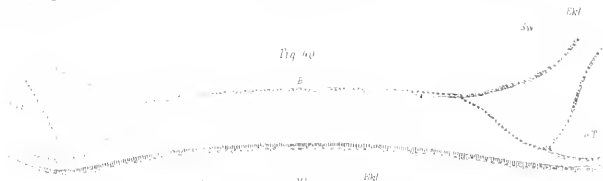


Fig. 36



Fig. 37



Fig. 38





Fig. 1

Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

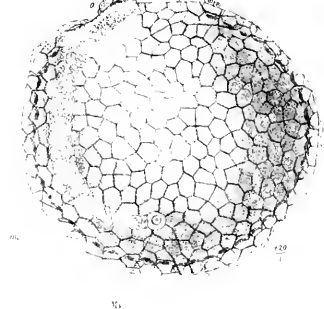


Fig. 5

Fig. 6

Fig. 7

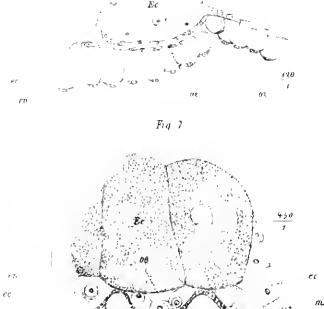
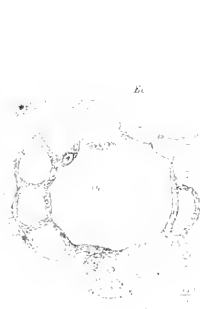


Fig 10

Fig 11

Fig 12

Fig 15

Re

em

Ec

ec

ms

150

a

Mv

Ec

Sp

ot

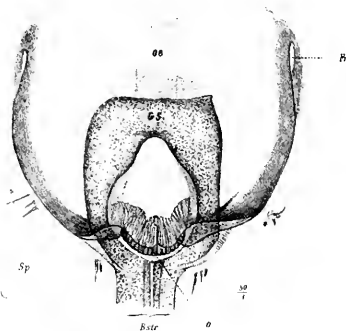


Fig 13

Fig 16

A

1

2

3

4

5

6

7

8

9

10

11

12

13

14

15

16

17

18

19

20

21

22

23

24

25

26

27

28

29

30

31

32

33

34

35

36

37

38

39

40

41

42

43

44

45

46

47

48

49

50

51

52

53

54

55

56

57

58

59

60

61

62

63

64

65

66

67

68

69

70

71

72

73

74

75

76

77

78

79

80

81

82

83

84

85

86

87

88

89

90

91

92

93

94

95

96

97

98

99

100

101

102

103

104

105

106

107

108

109

110

111

112

113

114

115

116

117

118

119

120

121

122

123

124

125

126

127

128

129

130

131

132

133

134

135

136

137

138

139

140

141

142

143

144

145

146

147

148

149

150

151

152

153

154

155

156

157

158

159

160

161

162

163

164

165

166

167

168

169

170

171

172

173

174

175

176

177

178

179

180

181

182

183

184

185

186

187

188

189

190

191

192

193

194

195

196

197

198

199

200

201

202

203

204

205

206

207

208

209

210

211

212

213

214

215

216

217

218

219

220

221

222

223

224

225

226

227

228

229

230

231

232

233

234

235

236

237

238

239

240

241

242

243

244

245

246

247

248

249

250

251

252

253

254

255

256

257

258

259

260

261

262

263

264

265

266

267

268

269

270

271

272

273

274

275

276

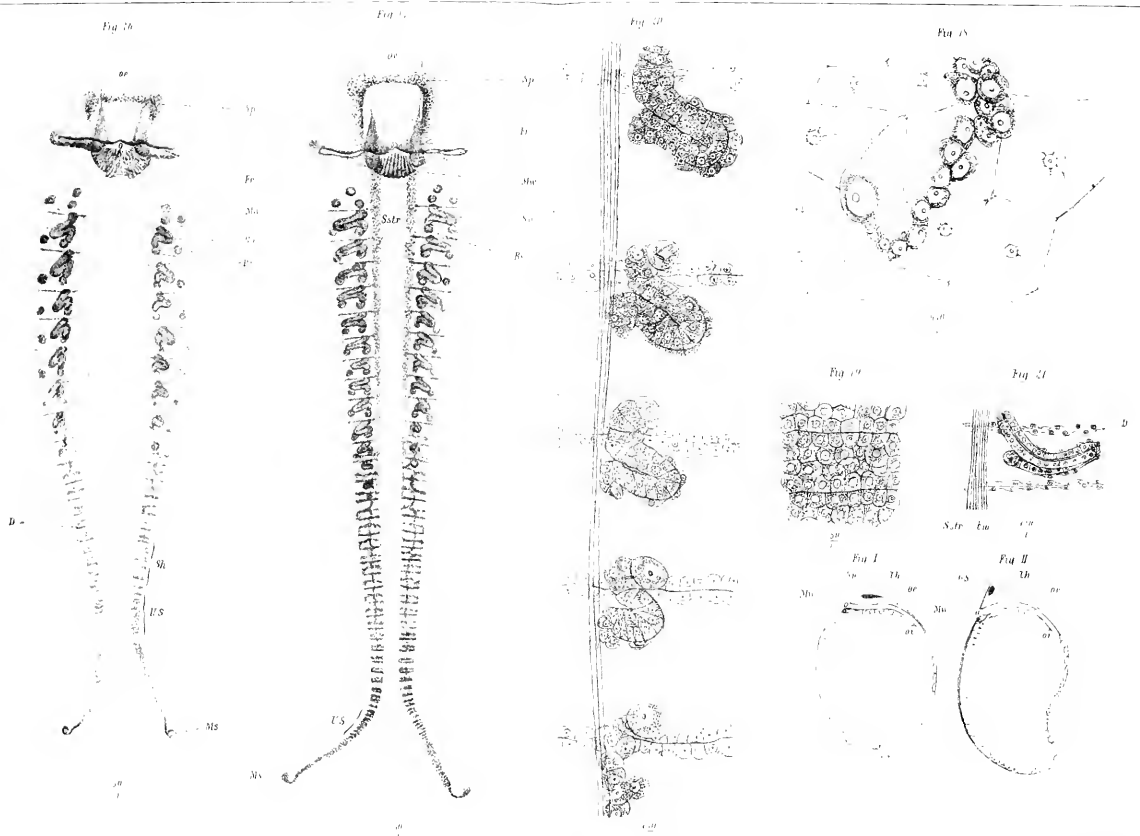


Fig. 34 sp.

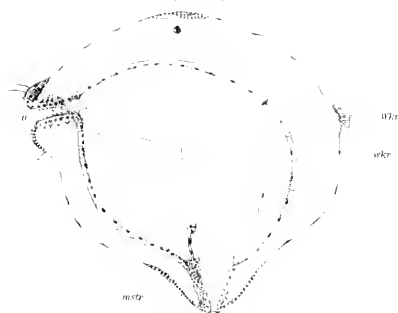


Fig. 37

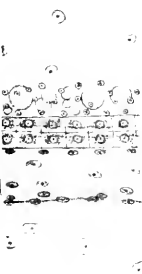


Fig. 38



Fig. 35

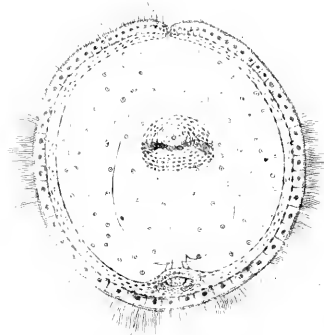


Fig. 39

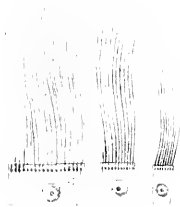


Fig. 40



Fig. 41

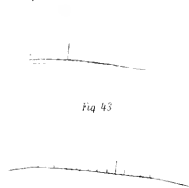


Fig. 43

Fig. 44

Fig. 36

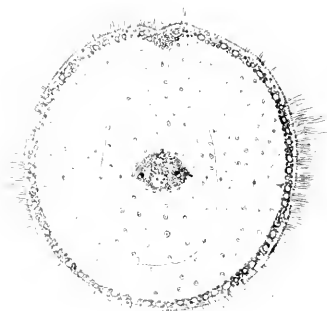


Fig. 42

Fig. 45

Fig. 46

Fig. 47



Fig. 51



Fig. 52

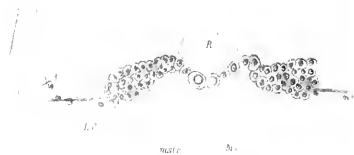


Fig. 53

Fig. 61

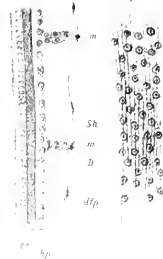


Fig. 62

Fig. 63

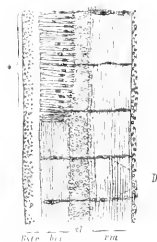


Fig. 64



Fig. 54



Fig. 55



Fig. 56



Fig. 56a



Fig. 57



Fig. 58



Fig. 60



Fig. 65

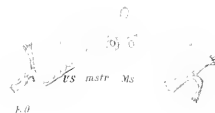


Fig 65



Fig 66



Fig 67



Fig 68



Fig 69

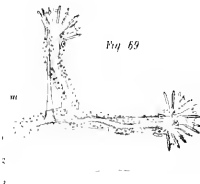


Fig 70

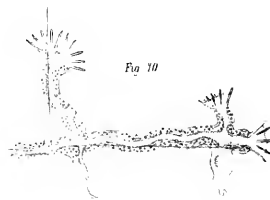


Fig 73



Fig 74



Fig 75

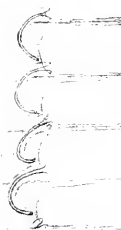


Fig 76

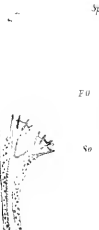


Fig 80



Fig 71

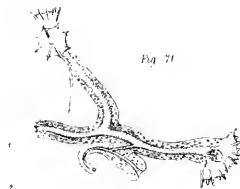


Fig 72



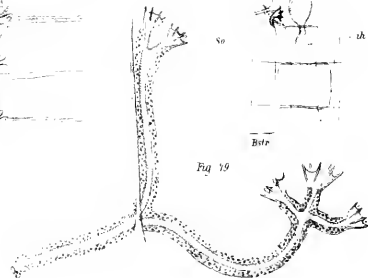
Fig 77



Fig 78



Fig 79



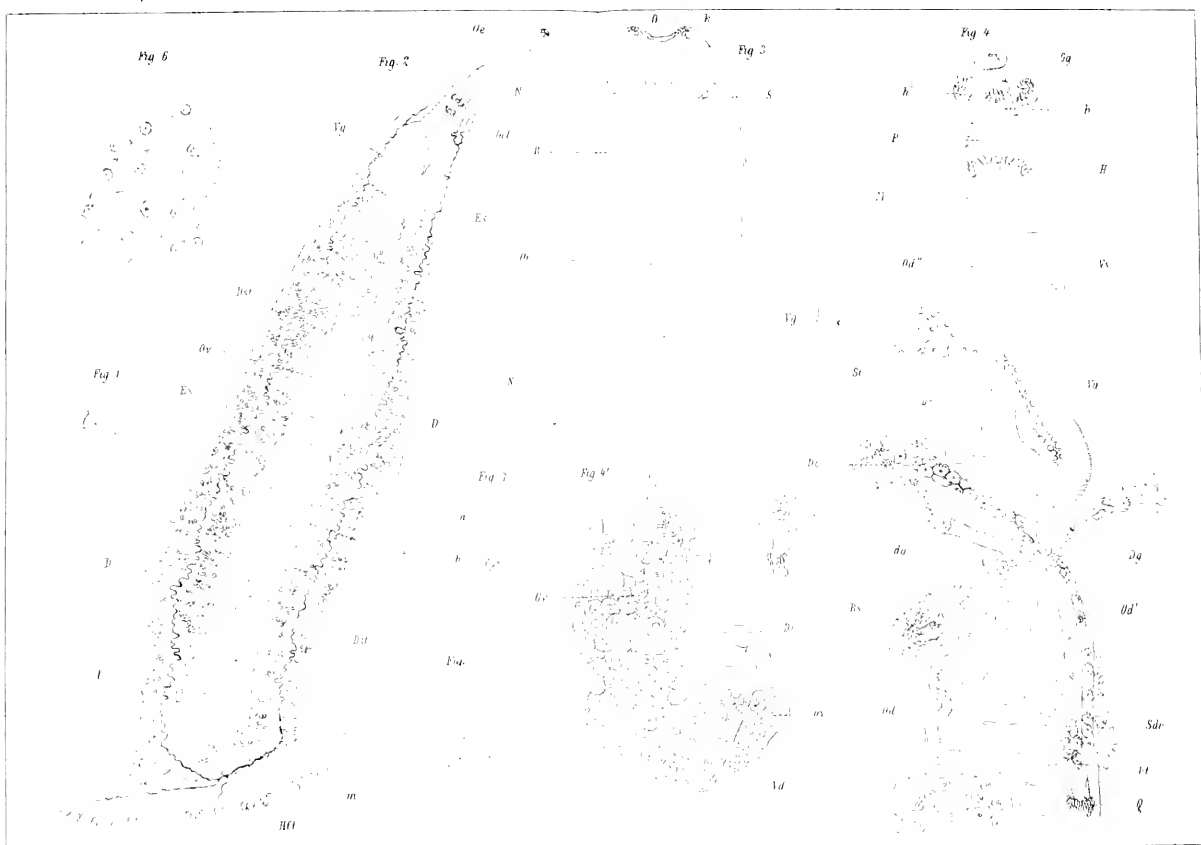


Fig 13

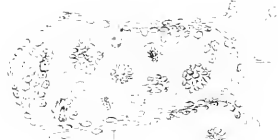


Fig 14



Fig 15



Fig 16



Fig 17



Fig 18



Fig 19



Fig 20



Fig 21



Fig 22



Fig 23



Fig 24





3374 3339

